ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 80

1

ЯНВАРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1995

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 80

№ 1—12



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

«НАУКА»

1995

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

УДК 561.52 : 581.45 : 551.781.5(—924.8)

S. V. Vickulin, S. G. Zhilin, O. V. Yakovleva, R. Phillips

EARLY OLIGOCENE SEAGRASS ZOSTEROID LEAVES FROM THE WESTERN PART OF THE RUSSIAN PLAIN

С. В. ВИКУЛИН, С. Г. ЖИЛИН, О. В. ЯКОВЛЕВА, Р. ФИЛЛИПС. ЛИСТЬЯ ЗОСТЕРОИДНЫХ МОРСКИХ ТРАВ В РАННЕМ ОЛИГОЦЕНЕ ЗАПАДА РУССКОЙ РАВНИНЫ

Monocotyledon leaf fossils referable to *Zostera kiewiensis* were isolated from clay deposits in the western part of the Russian Plain. Fossils are a leafy seagrass of Early Oligocene age from Kiev District, the Ukraine. The leaves often found isolated, are with small cells with lacking of any stomata on both upper and lower surfaces of the cuticle membrane. The latter is thick and can be subdivided into distinct micromorphological structures based on ultrastructural features. A cutinized epidermal cell layer is present. The plant, a seagrass of zosteroid affinities, is compared with other aquatic taxa characterized by lacking of stomata. Investigations were made with light (LM), scanning (SEM) and transmission (TEM) electron microscopes.

Very little work has been done on fossil seagrasses (see Hartog, 1970; Lumbert et al., 1984; Phillips, Meñez, 1988; Ivany et al., 1990, for an exhaustive review). None of the materials investigated before was anatomically preserved. Most records of Tertiary Monocotyledons are based on pollen, fruits and seeds. Leaves are more rarely preserved and only few specimens of monocot leaf tissues that are available in European localities are poorly defined (Litke, 1966; Ferguson, 1971; Boulter, 1988).

This contribution to fossil seagrass taxa demonstrates not only that the structural integrity of the cuticle is preserved, but also that light and ultrathin structure and micromorphology (LM, SEM and TEM) of the cuticular membrane are necessary to characterize certain structural features. Moreover fine structural details that cannot be observed with other imaging systems provide a means of relating structure and function and offer additional insights into ecological parameters.

Materials and methods

The cuticular membranes with leaf imprints used in this study were obtained from Ukrainian sediments of the Lower Oligocene (Mezhigor'e Formation, or Suite, Rupelian, approximately 33—38 mln years ago) in August 1983 by Drs. S. Zhilin, S. Vickulin, A. Topunov and student Irene Golovacheva with stratigraphical guidance by Dr. A. Stotland from Kiev (Викулин и др., 1986). Later, in June 1993, some samples in this locality was taken by Drs. Vickulin and S. Sadogursky from Nikita Botanical Garden (Crimea) (Викулин и др., 1986; Жилин, 1995).

The Novye Petrovtsy locality where the material was collected includes shoal coastal facies, with mixed layers of clay, sand and silt with intact submummified fossil leaf compressions of 33—38 mln years old (fig. 1), suggesting an autochtonous



Fig. 1. Leaf-compressions and leaf-impressions of *Zostera kiewiensis*.

1 — sample of the clay from Novye Petrovtsy village with several leaf-compressions showing general linear shape of mummified *Z. kiewiensis* leaves of 33—38 mln years of age (Early Oligocene), natural size; *2* — leaf-impression of *Z. kiewiensis* with a fragment of compresson of the leaf enlarged in three times.

palaeomarine source (Зосимович, 1981, 1992; Викулин и др., 1986; Викулин, 1987). The Mezhigor'e Formation is dated as the Early Oligocene, based on dinoflagellates and pollen assemblages (Зосимович, Михелис, 1979; Стотланд, 1984).

The excellent preservation of the numerous leaf specimens at this site[1] suggests that the Petrovtsy «greenbrown» leaves are thought to have been preserved in a unique microgeologic environment, a result of rapid deposition. Most of the leaf compressions in the Petrovtsy clay were vivid green immediately upon splitting the clay samples. After only 0.5—5 minutes upon exposure to the air, the leaf colour varied from green to green-brown, varied from dark to white.

Standard methods were used for LM, TEM and SEM investigations. Ultrathin sections of leaves are photographed in TEM (BS-500, Tesla) were made by O. Yakovleva. SEM investigations were conducted by Vickulin in 1983 and by Vickulin, Yakovleva and Zhilin in 1994 in JSM-35C.

Several hundred specimens of zosteroid fossil leaves were examined and compared with approximately three hundred herbarium specimens of seagrasses in the Komarov Botanical Institute (St. Petersburg, Russia) and in the Smithsonian Institution Herbarium (Washington, D. C., USA) jointly by Prof. R. Phillips and Dr. Vickulin, as well as with some freshwater strap-leaved Monocotyledons.

Moreover, specimens of *Zostera marina* L. were observed by Vickulin and S. Sadogursky in underwater habitats in the Black Sea (Crimea and Caucasus) and White Sea as well as in wider geographical context by Prof. R. Phillips (Phillips, Meñez, 1988).

Descripton

The taxonomy of these fossil seagrasses is not fully understood. The species *Zostera kiewiensis*, described on materials from suburbs of Kiev (Schmalhausen, 1883; Шмальгаузен, 1884), could be comparable with our specimens (from Novye and Starye Petrovtsy) based on small size and rounded form of blade cells.

Zostera kiewiensis Schmalh.
(pl. I, *1—4*; II, *1—3*; III, *1—4*; IV, *1, 2*; fig. 1, 2)

Z. kiewiensis Schmalh. 1883, Palaeontol. Abhandl. 1, 4 : 292, tab. XXIX, fig. 9—23; Шмальгаузен, 1884, Зап. Киевск. о-ва естествоисп. Т. 4, № 1 : 22, табл. II, *9—23*.

C o l l e c t i o n. Number of specimens examined: several hundreds in terms of clay specimens. Collection 1397, LE (PB), i. e., designation of Repository of palaeobotanical collections of the Department of Palaeobotany, Komarov Botanical Institute, St. Petersburg, Russia.

M o r p h o l o g y. Some of the isolated leaf fragments are up to 12 cm long and 0.7 cm wide. A few of them possess a preserved obtuse leaf tip (apex) with a central slight notch. Leaf «veins» numbered to 7—9. Strands (or strips) of elongated cells presumably correlated with partly preserved veins (pl. I, *1*) are easily recognizable by SEM (pl. I, *3*). Moreover, in ultrathin sections can be seen remains of bundles (pl. III, *2*). Leaf blade margins entire, herbaceous.

M i c r o m o r p h o l o g y. A cutinized epidermis is present and the stomata are lacking on both abaxial and adaxial surfaces of the leaf; trichomes and papillae are absent. The cells of the both epidermal surfaces are similar in size (fig. 1, *1, 2*). They are rounded polygonal or the rounded slightly elongated (pl. I, *2*;

[1] Section with leaf strata is two miles long along the right bank of the Dnieper River, up to the stream from the Kiev, between two villages Novye and Starye Petrovtsy.

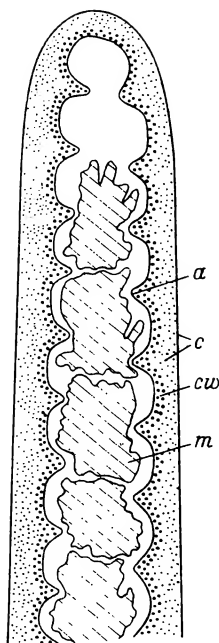


Fig. 2. Idealized schematical draft reconstruction of the epidermal layer of *Zostera kiewiensis* (based on LM).

a — remnants of anticlinal cell wall, *c* — cuticle, *cw* — cell wall, *m* — «matrix».

II, *1*) with more or less straight anticlinal walls (pl. I, *3*; III, *1*). The rounded cells measure up to 10 mm in diameter. In transmitted light (LM) they appear thickened in transverse sections, due to the pronounced anticlinal cuticular flanges (pl. I, *4*). Beneath the epidermis is a mineralized fossil «matrix» (pl. III, *4*), derived from mesophyll and possibly inner walls of epidermal cells (cf. pl. III, *2* with fig. 2). The most conspicuous feature of the leaves are very thick cuticular membrane with micropores. It was observed that the cuticle of the fossil leaf epidermis is perforated by small pores from 0.1 to about 1 mm in diameter (pl. II, *2, 3*).

External cell wall and cuticle ultrastructure. We have adopted the same terminology for the layers of the cuticle membrane in fossil eelgrass as that used to describe the cuticle structure (Викулин и др., 1986). Because the fine structure of the cuticle in *Z. kiewiensis* has a little dependance upon the location of the sections, there is no need to describe ultrastructure of the cuticle for particular regions of the leaf. The thick cuticle (2.0—2.5 μm) on transversal section of the external cell wall is well preserved (pl. III, *1—3*; IV, *1, 2*; fig. 2). It has slight depression on the external surface, which could be referable to inner anticlinal flanges (central uplifts). The cell wall beneath the cuticle has definitly reticulate patterns (dendrites) (pl. IV, *1, 2*). The fibers of these pattern are crossed over under the angle nearly 90 degrees. The fibers of the cell wall, penetrate the cuticle in various directions and their size in cuticle and cell wall does not differs at all (pl. IV, *2*).

Distribution. Kiev city, Novye Petrovtsy and Starye Petrovtsy villages on the right bank of Dnieper, the Ukraine, Lower Oligocene, Mezhigor'e Formation.

Discussion

Palaeoecological setting. The Mezhigor'e Formation in Novye and Starye Petrovtsy presents lacustrine and brackish lagoons sediments of coastal seashore. It is in this part of the Mezhigor'e Formation that the majority of the well preserved plant compressions are found (Викулин и др., 1986; Vickulin, personal observation, 1993). The presence of silt and clay layers with eelgrass leaves lying along the surface of the sediment suggests that bulk accumulation of *Z. kiewiensis* occured in coastal lagoons of the Early Oligocene sea gulf, which had connected the Ancient Atlantic and Tethyan Paleogene Seas.

Comparison with other taxa. Morphologically there is a close similarity between the leaves of fossil *Z. kiewiensis* and extant leaves of submerged aquatic plants from such families as *Potamogetonaceae, Hydrocharitaceae, Posidonaceae, Cymodoceaceae, Zosteraceae, Zannicheliaceae* (Kaul, 1976; Tomlinson, 1982).

Epidermal ultrastructure in submerged leaves of aquatic plants has received some recent attention (Jagels, 1973; Barnabas et al., 1977, 1982; Tomlinson, 1982). Although the leaves are submerged, a cuticle is always present, which may have distinctive properties in salt water. It was observed (Tomlinson, 1982) that the seagrass cuticle of the leaf epidermis is perforated by clusters of small

pores from 0.1 to about 1 μm in diameter. It is remarkable that the fossil cuticle has pores approximately the same diameter (pl. II, *2, 3*).

The usual small size of epidermal cells in *Z. kiewiensis* leaves appears most similar to that described in seagrasses, including *Zosteraceae*, not freshwater plants (i. e. they have big cells).

An examination of the published figures of *Z. capensis* Setchell (Barnabas et al., 1982, pl. 1, fig. 1, 2) and microscopical investigation of herbarium materials from Komarov Botanical Institute suggests to us that fossil eelgrass contains a similar small cells like those in all seagrasses.

Geological history of referable taxa

It is stated that seagrasses encroached into the shallow subtidal waters of the warm Tethys Sea in the Late Cretaceous. It is likely that a seagrass flora was present in this period, as well developed seagrass-fossils of at least two genera have been found, viz., *Archaeozostera* from Japan and *Thalassocharis* from the Netherlands and Germany (Hartog, 1970; Phillips, Meñez, 1988).

At least three seagrass species occured in the Basin of Paris during the Eocene: *Posidonia parisiensis* (Brongn.) Fritel, *Cymodocea serrulata* (R. Brown) Asch. et Magnus, *C. nodosa* (Ucria) Asch., both genera and the latter two species are still extant. *C. nodosa* has been found from the Pliocene and Quaternary in Emilia, Italy, while *C. serrulata* has been identified from the Miocene in Sulawesi (Celebes), under the name *C. michelotii* (Watel.) Laurent et Laurent (1926).

However, the anatomically preserved Early Oligocene *Zostera kiewiensis* with high cell fidelity preservation of anatomical structures is a unique example in fossil record of seagrasses.

Palaeoenvironmental reconstruction

We have suggested that the *Z. kiewiensis* from the Lower Oligocene (Rupelian) of Western part of Russian Plain lived in an environment which was characterized by salinity (*S*, ‰) higher than from 7 to 9 promille and high light insolation. This conclusion is based not only on the xeromorphic features of the leaves (e. g., extremely thick, persistent cuticle), but also on sedimentological evidence from the collecting sites. The presence of pores on the leaf cuticle might be interpreted as representing an additional adaptation to saline environments. We suggest that the cuticular pores and internal fibrillate microstructures may have functioned for osmotic transport of ions.

Z. kiewiensis with its exeptional preservation, provide a unique opportunity to correlate morphological and structural features with environmental parameters. The structure and function relationships that appear to exist in seagrasses offer an interesting, and perhaps new insight into adaptation to marine environments. The xeromorphic features and small size of the cells of this plant, however, is not only evidence of it's marine environment. Citing several modern analogous, we suggest that the presence of xeromorphic features may indicate that a plant was faced with other edaphic influences or deficiences than drought or osmotic stress (Мирославов, 1974). Studies in progress of salinity tolerance in plants (freshwater and marine, extant and fossil) suggest that various structural features were evolving in other major groups of plants in response to the habitat. We anticipate that as these studies continue, it may become possible to compare epidermal and cuticular features from similar taxa that grew in differing environments and in this way characterize structural adaptations in fossil plants.

Conclusion

It's hardly to be suspicious as to fossil grasses from Novye and Starye Petrovtsy are aquatic because they were collected from marine deposits. These plants are met for the full length of two miles in a form of streak stratum, composed entirely of the leaves. The seam layer with remains of sea grasses lies in a clay interlayers (sandy-argillaceous part of section) which were called by old authors as Kharkov «Stage», afterwards, as Kharkov Formation, and presently (Зосимович, 1992) as Mezhigor'e Formation (Lower Oligocene). Such interlayers are located precisely above the part of the section which was long since known, here in the Ukraine, as «naglinok» (Ukrainian word, approximately meaning: layer of aleurites and clays above calcareo-argillaceous rocks of Obukhovo Formation, Upper Eocene).

Otherwise, the remains (mostly leaves) of land plants, while turning out to coastal-marine deposits, accumulated there not so abundantly and plentifully. But, it is striking that judging by literature data available (Napp-Zinn, 1984) one may see the blades of extant aquatic plants possess not such thick cuticle like extinct *Z. kiewiensis*. Such a feature presents an enigmatic puzzle. We have a full right to designate our finds by name *Z. kiewiensis*, but yet there are no exhaustive arguments, which could demonstrate essential quality of extant *Zostera* in fossil species, which is treated in the title of the article as «zosteroid».

Acknowledgements

We thank Prof. A. L. Takhtajan (St. Petersburg), Prof. W. G. Chaloner (London), Prof. M. C. Boulter (London), Dr. Natasha S. Snigirevskaya (St. Petersburg), Dr. Nikolas V. Guryev (Almaty, Kazakhstan), Mr. R. N. L. B. Hubbard, esq. (London) and Dr. J. C. Marsden, The Executive Secretary of The Linnean Society of London, Burlington House, for their constructive criticisms of the manuscript. The work was supported by the Komarov Botanical Institute (St. Petersburg, Russia), and the Division of Paleobotany of the Smithsonian Institution, Washington, D. C., USA (Drs. F. Hueber, S. Mamay and S. Wing) and Dr. E. G. Meñez from Smithsonian Oceanographic Sorting Centre (SOSC), Washington, D. C., USA.

We also thank driver for field works Mr. Vladimir N. Rodionov (Moscow), Drs. A. Stotland and V. Zosimovich (Kiev), Drs. G. Zakharenko with S. Sadogursky (Yalta, Crimea) for their invaluable assistance in the fields. We are very thankful for invaluable help of staff personnel of the Palaeobotanical Department of The Komarov Botanical Institute Nina V. Chentsova and Ludmila A. Kartseva (SEM engineers) and also Galina I. Petrova, the photographer.

This paper is a contribution to the Linnean Society of London, U. K., NERC taxonomic grant for Dr. S. Vickulin and partly supported by George Soros International Science Foundation for Drs. S. Vickulin, Olga Yakovleva and S. Zhilin.

LITERATURE CITED

Викулин С. В. Палеогеновые флоры Тима и Пасекова (юг Среднерусской возвышенности): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 18 с. (The Palaeogene Floras of Tim and Pasekovo (south of Central Russian Upland)).

Викулин С. В., Топунов А. Ф., Яковлева О. В. Сохранность хлорофилла и хлоропластов в фитолеймах из олигоценовых отложений Киевского Приднепровья // Тр. Молодежн. конф. ботаников г. Ленинграда. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1986. № 6847-В. Ч. 3. С. 175—178. (Preservation of chlorophyll and chloroplasts in the compressions from the Oligocene deposits of Kiev's Pridneprov'e).

Жилин С. Г. Вклад И. Ф. Шмальгаузена в меловую и третичную палеоботанику // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 1. С. 76—85. (I. F. Schmalhausen's contribution to the Cretaceous and the Tertiary Palaeobotany).

Зосимович В. Ю. Олигоценовые отложения Днепровско-Донецкой впадины. Киев, 1981. 168 с. (The Oligocene Deposits of the Dnieper-Donets Depression).

Зосимович В. Ю. Верхний эоцен, олигоцен и миоцен Субпаратетиса: Автореф. дис. ... д-ра геол.-минералог. наук. Киев, 1992. 62 с. (Upper Eocene, Oligocene and Miocene of Sub-Parathetys).

Зосимович В. Ю., Михелис А. А. Граница верхнего эоцена и олигоцена в области Киевского Приднепровья по палинологическим данным // ДАН УССР. Сер. Б. 1979. Вып. 9. С. 698—701. (The Border of the Upper Eocene and the Oligocene in the region of Kiev Pridneprov'e on a palynological data).

Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л., 1974. 120 с. (The structure and function of angiosperm leaf epidermis).

Стотланд А. Б. Микрофоссилии позднего эоцена—среднего миоцена Днепровско-Донецкой впадины и их стратиграфическое значение: Автореф. дис. ... канд. геол.-минералог. наук. Киев, 1984. 26 с. (Microfossils of the Late Eocene—Middle Miocene of Dnieper-Donets Depression and its stratigraphic significance).

Шмальгаузен И. Материалы к третичной флоре юго-западной России // Зап. Киевск. о-ва естествоисп. 1884. Т. VII. Вып. 2. С. 5—144. (Contribution to the Tertiary flora of the south-western Russia).

Barnabas A. D., Butler V., Steinke T. D. Zostera capensis Setchell. I. Observations on the fine structure of the leaf epidermis // Zeitschr. Pflanzen-physiol. 1977. Bd 85. S. 414—427.

Barnabas A. D., Butler V., Steinke T. D. Zostera capensis Setchell. III. Some aspects of wall ingrowth development in leaf blade epidermal cells // Protoplasma. 1982. Vol. 110. N 2. P. 87—94.

Boulter M. C. Tertiary monocotyledons from aquatic environments // Tert. Res. 1988. Vol. 9. N 1-4. P. 133—146.

Ferguson D. K. The Miocene Flora of Kreuzau, Western Germany. 1. The leaf-remains // Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam Afd. Naturk., Tweede Reeks. 1971. Vol. 60. N 1. P. 1—297.

Hartog C. den. The seagrasses of the world. Amsterdam, 1970. 275 p.

Ivany L. C., Portell R. W., Jones D. S. Animal-plant relationships and paleobiogeography of an Eocene seagrass community from Florida // Palaios. 1990. Vol. 5. P. 244—258.

Jagels R. Studies of the marine grass *Thalassia testudinum*. 1. Ultrastructure of the osmoregulatory leaf cells // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 60. N 10. P. 1003—1009.

Kaul R. Anatomical observations of floating leaves // Aquat. Bot. 1976. Vol. 2. P. 215—234.

Laurent L., Laurent J. Etude sur une plante fossile des depots du tertiaire marine du sud de Celebes, *Cymodocea micheloti* Wat. // Jahrb. Mijnwqesen Ned. Indie. 1926. Vol. 54. P. 167—190.

Litke R. Kutikularanalytische Untersuchungen im Niederlausitzer Unterflöz // Palaeontol. Abhandl. Abt. B. 1966. Bd 2. H. 2. S. 193—426.

Lumbert S. H., Phillips R. C., Olsen F. S., den Hartog C. The occurence of fossil seagrasses in the Avon Park Formation (Late Middle Eocene), Levy County, Florida, U.S.A. // Aquat. Bot. 1984. Vol. 20. N 1-2. P. 121—129.

Napp-Zinn K. Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen. 1 // Handbuch der Pflanzenanatomie/Ed. by K. Linsbauer. Spez. Teil. 1984. Bd VIII. Teil 2B. S. 1—518.

Phillips R. C., Meñez *E. G.* Seagrasses. Washington, 1988. 104 p. (Smithsonian Contr. Marine Sci. N 34).

Schmalhausen J. Beitrage zur Tertiärflora süd-west-Russlands // Palaeontol. Abhandl. 1883. Bd 1. H. 4. S. 285—336.

Tomlinson P. B. Helobiae (*Alismatidae*, incl. Sea grasses)/Ed. by C. R. Metcalf. Anatomy of the Monocotyledons. Vol. 7. Oxford, 1982. 522 p.

Komarov Botanical Institute
Russian Academy of Sciences
St. Petersburg, Russia

Pacific Northwest Laboratory
Battelle, Richland, Washington,
USA

Received 15 VIII 1994

РЕЗЮМЕ

В 1983 г. открыто несколько новых местонахождений *Zostera kiewiensis* Schmalh. (Schmalhausen, 1883) на правом берегу Днепра между деревнями Новые и Старые Петровцы, в 20 км севернее Киева. В сущности это одно местонахождение длиной в 3.5 км. Оно представляет собой глинистый прослой в песчано-глинистой межигорской свите (нижний олигоцен, рюпель), насыщенный обрывками ремневидных листьев одного растения — *Zostera kiewiensis*. Местами эти листья представлены их отпечатками, которые можно определить лишь как Monocotyledones sp. (тем самым указав принадлежность к однодольным, не более того). Но на значительной части вскрытого обнажением слоя такие же листья сохранились как фитолеймы, легко отделяющиеся от породы. В первые мгновения (0.5—5 мин) после извлечения из слоя фитолеймы имели зеленоватый оттенок и на глазах бурели. Сразу же после сборов 1983 г. участвовавший в них биохимик А. Ф. Топунов обнаружил в фитолеймах хлорофилл (Викулин и др., 1986). Фитолеймы изучались также с помощью светового (СМ) и электронных сканирующего (СЭМ) и трансмиссионного (ТЭМ) микроскопов. Было установлено, что фитолеймы безустьичные, но одновременно с этим имеют толстую (2.0—2.5 мкм) кутикулу, в которой обнаружены редкие поры (0.1—1.0 мкм в диам.). Это удивительно для пресноводного растения, а ископаемые остатки собраны как раз в морских отложениях. Напомним, что обиходным английским названием современной зостеры является seagrass (морская трава). Среди морфологических наблюдений самым неожиданным оказалось обнаружение остатков сосудистого пучка на ультратонком срезе (ТЭМ), в то время как следы жилок с трудом можно заметить при визуальном осмотре, а также под СМ и ТЭМ. Отвергнуть определение Шмальгаузена невозможно, ибо, по морфологическим данным, включая строение клеток эпидермы, видимое в СМ, это ископаемое может быть зостерой. Мы по чисто номенклатурным соображениям используем право называть исследуемые образцы *Zostera kiewiensis*, хотя ультраструктурные признаки противоречат отождествлению с родом *Zostera*. Именно поэтому в названии статьи употреблен палеоботанически оправданный термин «зостероид», означающий, что фоссилия напоминает зостеру, но не принадлежит этому роду.

УДК 56 : 581.526.42 : 551.763(—925.23)

Л. А. Несов, Л. Б. Головнева

ПОЗДНЕМЕЛОВЫЕ ЛЕСА, ЗАХОРОНЕННЫЕ НА МЕСТЕ ПРОИЗРАСТАНИЯ (ДЖИРАКУДУК, ЦЕНТРАЛЬНЫЕ КАЗЫЛКУМЫ)

L. A. NESSOV, L. B. GOLOVNEVA. LATE CRETACEOUS FORESTS BURIED IN SITU (DZHYRAKUDUK, CENTRAL KIZYLKUM DESERT)

Приведено описание ископаемых лесов, захороненных на месте произрастания (верхний турон и коньяк, биссектинская свита, Узбекистан). Ископаемые леса образованы ожелезненными чехловидными трубчатыми конкрециями, сформировавшимися вокруг стволов и корней. Обсуждаются механизмы захоронения лесов и образования конкреций, первоначально сложенных сидеритом. На уровне палеопочв лесов найдена листовая флора с доминированием платанов. На основании изучения структуры древостоев, состава флоры и находок остатков позвоночных животных реконструируются ландшафты, существовавшие на приморских низменностях Джиракудука в верхнем туроне и коньяке. Проведена корреляция некоторых свит позднего мела региона на основании остатков организмов и палеоклиматических данных. Обсуждаются условия окремнения древесины, которая захоронена в биссектинской свите аллохтонно.

В 1977 г. в урочище Джиракудук, расположенном в 4 км к северу от колодца Биссекты и в 32 км к юго-западу от пос. Мынбулак (Учкудукский туман Республики Узбекистан), были обнаружены участки захороненных на месте произрастания лесов позднемелового возраста (Несов, 1980, 1988). В 1979 г. эти леса изучались обоими авторами. К настоящему времени в системе обрывов Джиракудука на разных уровнях биссектинской свиты обнаружено около 15 участков с вертикально стоящими остатками стволов деревьев, вскрытых эрозией как на пологих склонах, так и в вертикальных срезах стенок оврагов.

Основные участки с ископаемыми лесами (*1—6*) расположены достаточно компактно в восточной части обращенной на юг дугообразной полосы обрывов Джиракудука (рис. 1). Они находятся на расстоянии от 40 до 250 м друг от друга. Число остатков стволов на них варьирует от нескольких экземпляров до нескольких сотен (табл. I—III). Эти участки приурочены к верхней части биссектинской свиты (Несов, 1990), которая имеет континентально-лиманное происхождение. Мощность свиты — 88—106 м. Она сложена в основном желтовато-серыми косослоистыми песчаниками с прослоями бурых и черных ожелезненных внутриформационных конгломератов. Породы характеризуются очень низким содержанием карбоната кальция в цементе или его отсутствием. Ранее это геологическое подразделение называлось тайкаршинской пачкой (Сочава, 1968). Возраст биссектинской свиты — поздний турон—коньяк. Она подстилается пачкой морских алевролитов с остатками раннетуронских фораминифер (Пятков и др., 1967). В 26 м выше подошвы свиты найдены зубы акул семейства Anacoracidae позднего турона (определения Р. А. Мертинене), а в *55—58* м — зубы акул Ptychocorax aulaticus Glickm. et Istch. (Ptycho-



Рис. 1. Основные места находок ископаемых лесов в обрывах урочища Джиракудук.

а — полоса ступенчатых обрывов; *б* — сухие русла; *в* — участки ископаемых лесов. *1—8* — номера участков.

coracidae, Anacoracoidea) коньякского возраста. Кроме этого, на разных уровнях свиты часто встречаются зубы скатов Myledaphus tritus Ness., предшествовавших по времени существования скатам Parapalaeobates glickmani Ness., Baibishia baibishe Ness. и Protoplatyrhina sp., появившимся в регионе с окончанием коньяка. Участки лесов *1—6* располагаются примерно в 3—6 м выше уровня с зубами акул Ptychocorax aulaticus и перекрываются слоями с зубами скатов Myledaphus tritus, в связи с чем возраст лесов этих 6 участков определяется как коньякский. Кроме того, 2 небольших участка лесов располагаются в верхнетуронской части биссектинской свиты. Один из них (*7*) находится в юго-западной части обрывов Джиракудука (рис. 1), всего на несколько метров выше основания биссектинской свиты, другой — в западной части системы обрывов, в 28 м от подошвы свиты.

В близлежащем к западу от Джиракудука урочище Итемир в бортескенской и итемирской пачках сеноманского возраста известны окремненные стволы деревьев, обсуждавшиеся ранее как остатки лесов (Измайлов, Доминик, 1938; Соседко, 1938), однако они залегают горизонтально и захоронены не на месте произрастания деревьев. В биссектинской свите также встречаются разрозненные, залегающие горизонтально, окремненные стволы деревьев (Соседко, 1937).

Остатки вертикально стоящих стволов в ископаемых лесах Джиракудука представляют собой конкреционные трубы плотного песчаника, которые являются наружными слепками стволов деревьев (табл. I, *2*; III, *1, 3*). Песчаник конкреций полевошпатово-кварцевый, средне- и мелкозернистый, нередко слюдистый, сцементированный окислами и гидроокислами железа с примесью соединений марганца. На изломе цвет песчаника в конкрециях от серовато-желтого до темно-бурого. На поверхности он более темный, до фиолетово-черного.

На внутренней поверхности труб иногда сохраняются отпечатки древесины, лишенной коры, в редких случаях — со слепками сучков. Обычно такие отпечатки располагаются не на всей внутренней поверхности трубы, а только с одной стороны в виде узкой вертикальной полоски. Оттиск коры найден лишь в одном случае. Сама древесина в трубах не сохранилась, лишь иногда внутри единичных невыветрелых образцов встречается немного углистого вещества.

Между конкреционными трубами находится рыхлый серый или желто-серый песчаник либо песок, очень часто косослоистый. Он легко разрушается и выдувается ветром, в результате чего и обнажается «лес» из трубчатых кон-

креций. Последние со временем растрескиваются, фрагменты их падают и оползают вниз по склонам. В связи с этим трубы на пологих участках не возвышаются над поверхностью грунта более чем на 0.5—1 м. Однако более длинные трубчатые конкреции (максимально до 4 м выс.) вскрыты на крутых склонах и стенках оврагов.

Внутренний диаметр труб, соответствующий диаметру стволов, обычно равен 7—15 см, очень редко — до 30 см. Толщина конкреционных корок непостоянна по вертикали, как правило, она максимальна (до 10 см и более) на участках, соответствующих нижним частям стволов, а в 2—4 м выше она обычно уменьшается до 1—3 мм. Трубы могут прослеживаться и немного выше в рыхлой породе в виде несцементированных друг с другом зерен песка, более темно окрашенных соединениями железа, в совокупности эти зерна дают в горизонтальном сечении тонкое темное кольцо.

На участках *1, 3, 5* эрозией вскрыты основания трубчатых конкреций. Они располагаются на плите ожелезненного песчаника мощностью 0.2—0.5 м (табл. II, *1*), которая, вероятнее всего, соответствует почвенному слою и, возможно, подстилке. Эта базальная плита и трубчатые конкреции имеют одинаковый тип минерализации и представляют собой одно целое. Во многих местах плита пронизана длинными, вертикальными или расположенными косо к горизонту, реже горизонтальными, прямыми или извивающимися каналами, пустыми или заполненными более рыхлой и светлой песчаной породой. Такие каналы имеют обычно диаметр около 0.5—1 см. По своему положению относительно остатков стволов и по форме эти каналы соответствуют полостям, оставшимся после разрушения довольно толстых корней. В некоторых участках в толще плиты наблюдаются скопления мелких удлиненных полостей от разрушенного растительного детрита.

Обычно базальная плита простирается на многие десятки метров в стороны от мест с остатками стволов (например, близ самого крупного участка *3*). На участках, свободных от деревьев, в плите также встречаются полости от корней. Остатки корневых систем найдены и несколько в стороне от плиты, в рыхлом песчанике (в 30—40 м к юго-востоку от участка *3*). Там они представляют собой ожелезненные пальцеподобные образования, иногда ветвящиеся (табл. II, *3*). По оси каждого ответвления обычно проходит канал диаметром 2—5 мм, иногда он заполнен рыхлым песчаником. Скопление таких пальцеподобных образований располагается в слое мощностью 0.2 м. Они, по-видимому, находились в грунте с малым количеством органического вещества, и поэтому грунт здесь не ожелезнился целиком по типу базальной плиты. Подобные остатки корневых систем весьма обычны на разных уровнях биссектинской свиты, нередко их фрагменты несут следы явного переотложения (Сочава, 1968, рис. 18) и при этом образуют линзоподобные скопления.

В верхней части плиты вокруг участка *3* (в 10—15 м к северу, 15 м к югу, в 40—150 м к западу-северо-западу и в 30 м к востоку от него) найдены многочисленные остатки листьев. Они представляют собой обычно горизонтальные, щелевидные полости в песчанике с отпечатками на нижней и верхней поверхностях. Вблизи этих поверхностей содержание окислов и гидроокислов железа в цементе песчаника значительно выше, чем в окружающей породе. По существу листья имеют тот же тип сохранности, что и стволы деревьев, т. е. это тонкие ожелезненные конкреции в виде слепков наружной поверхности. Среди этих отпечатков около 90% всех экземпляров принадлежит листьям платанов *Platanus pseudoguillelmae* Krass. (рис. 2). Обращают на себя внимание их мелкие размеры — 3—8 см дл. Кроме того, найдены листья платановых типа «*Credneria*», а также остатки покрытосеменных «*Viburnum*», «*Diospyros*», *Mursinophyllum* (?), несколько видов с цельнокрайными листьями типа *Magnolia, Salix* и *Laurophyllum* (табл. IV). Состав флоры из всех 4 точек приблизительно одинаков. Вероятнее всего, листья принадлежат древесным

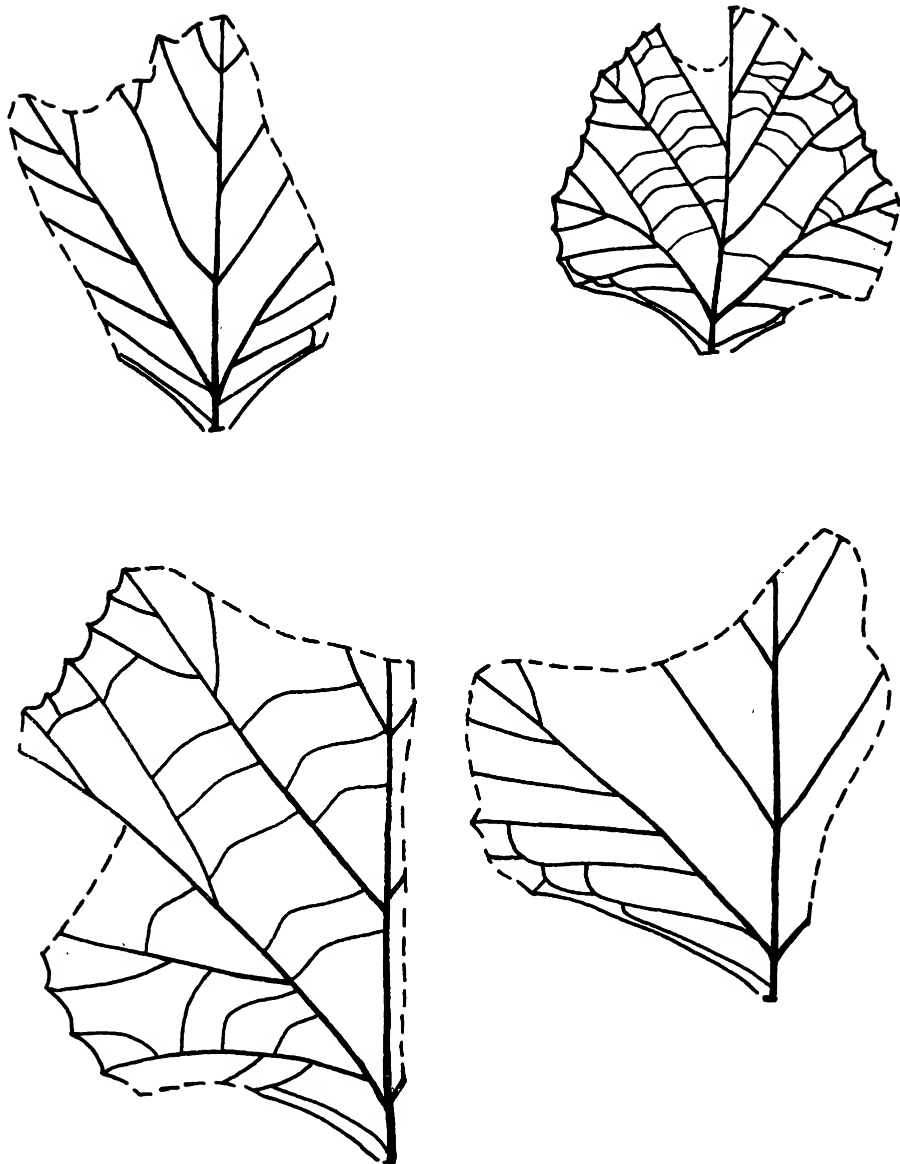


Рис. 2. Отпечатки листьев *Platanus pseudoguillelmae* (нат. вел.) из базальной плиты ископаемого леса (участок *3*).

растениям, произраставшим в близлежащих лесах. По всей видимости, в этих лесах, так же как и в ископаемом флористическом комплексе, преобладали платаны.

В юго-западной части обрывов Джиракудука, в 3.5 км от участков *1—6*, в двух оврагах найдена такая же ожелезненная и несколько омарганцованная плита (мощностью 0.5—1 м) с остатками листьев платанов в кровле, но без вертикальных трубчатых конкреций. Ее положение в разрезе более или менее точно соответствует стратиграфическому уровню с участками лесов *1—6*. Находки захороненных почв (в виде ожелезненных плит) на довольно большом удалении друг от друга показывают, что процессы, благоприятствовавшие

захоронению почв с лесами, могли проявляться в Джиракудуке не локально, а на значительных пространствах.

Остатки листьев платанов встречаются спорадически не только на поверхности плит, но и на многих других уровнях биссектинской свиты, при этом в нижней половине свиты отмечаются и отпечатки более крупных листьев (до 20 см дл.).

Флора с уровня лесов Джиракудука наиболее близка к флоре местонахождения Канказган (Северо-Восточное Приаралье, Казахстан) (Шилин, 1986). Как и в Джиракудуке, во флоре Канказгана присутствует большое количество мелколистных платанов *Platanus pseudoguillelmae* в сочетании с цельнокрайными листьями мелколистных двудольных. Флора Канказгана происходит из верхней части жиркиндекской свиты и датируется туроном (Шилин, 1986). Однако она не может быть древнее коньяка. Это подтверждается ее сходством с хорошо датированной по солоноватоводно-морской фауне джиракудукской флорой и положением в разрезе в переходных пачках от сероцветной жиркиндекской свиты к красноцветной бостобинской свите, которая датируется уже сантоном—ранним кампаном, а также составом флоры и фауны из подстилающих слоев жиркиндекской свиты. В средней песчанистой части жиркиндекской свиты, которая обнажается у возвышенности Тюлькели (непосредственно к востоку от местонахождения флоры Канказган), найдена флора иного состава, в которой доминируют крупнолистные платаны. Эта часть жиркиндекской свиты соответствует нижней части биссектинской свиты верхнетуронского возраста, которая также содержит остатки крупнолистных платанов. Состав фауны позвоночных средней части жиркиндекской свиты (гадрозавриды Gilmoreosaurus sp. cf. G. arkhangelskyi Ness., крокодилы Shamosuchus sp. cf. S. borealis Ef., черепахи и др.) также соответствует фауне нижней части биссектинской свиты. Крупнолистная платановая флора средней части жиркиндекской свиты и нижней части биссектинской свиты свидетельствует об относительно гумидном (семигумидном) климате в верхнем туроне. Уменьшение размеров листьев, в том числе платанов (от 17—20 до 5—10 см дл. и менее), и участие большого числа цельнокрайных форм во флорах Джиракудука и Канказгана указывают на начавшуюся, но еще относительно слабую аридизацию, которая более полно проявилась в сантоне (красноцветы бостобинской и яловачской свит). Нижняя глинистая часть жиркиндекской свиты района возвышенности Тюлькели соответствует голубовато-серым глинистым и алевролитовым слоям морского генезиса в Джиракудуке, которые подстилают биссектинскую свиту и датируются нижним туроном по остаткам фораминифер.

Кроме ископаемых лесов, в биссектинской свите найдены многочисленные остатки позвоночных и беспозвоночных животных. Позвоночные представлены более чем 70 семействами (Несов, 1980, 1990, 1991; Roček, Nessov, 1993). Это акулы, скаты, различные костные рыбы, хвостатые и бесхвостые амфибии, ящерицы, динозавры, летающие ящеры, птицы, млекопитающие. Эта разнообразная фауна позволяет реконструировать древнюю среду обитания (ландшафты и климат). Экологический анализ фауны показывает, что отмеченные животные были обитателями приморской низменности, представлявшей собой мозаику разнообразных водных и наземных биотопов — участков относительно низкой, нередко заболоченной суши, неглубоких солоноватоводных и опресненных заливов, озер и проток. Компенсаторное погружение местности обеспечивало долговременное существование здесь сочетания отмеченных биотопов. В биссектинской свите доминируют осадки солоноватоводных лиманных бассейнов, имевших более или менее выраженную связь с океаном, располагавшимся на юго-западе от Джиракудука, а также осадки межбассейновых проток (Несов, 1990; Roček, Nessov, 1993). Солоноватоводные бассейны, перемежавшиеся участками суши, занимали полосу в несколько десятков километров шириной в сторону моря, достигая района пос. Бзоубай, однако влияние

солоноватых вод простиралось до Северной Туркмении (Питняк, Шейх-Арык, Султан-Санджар).

Климат был семигумидный, без резко выраженного сухого сезона, примерно столь же теплый, как современный климат у северного побережья Мексиканского залива. Однако зональным для данной территории являлся более засушливый семиаридный климат (Синицын, 1966), определяемый влиянием планетарной системы восточных ветров, приносивших из глубин Азии сухой воздух. Подтверждением этого служит тот факт, что в 40—100 км на северо-восток от Джиракудука, вне бывшей зоны приморских низменностей, в отложениях этого времени повышается доля красноцветов и становится обычным карбонатный цемент. Эти признаки считаются показателями относительно аридного климата. Увлажнение климата приморской полосы низменностей складывалось, видимо, за счет прибрежной бризовой циркуляции воздуха.

Платановые леса, вероятнее всего, росли на небольших по площади участках, немного приподнятых над заболоченными низменностями, или располагались на песчаных береговых валах вдоль межбассейновых проток (Несов, 1991, рис. 1; Roček, Nessov 1993, fig. 2). Современные дикорастущие платаны в Средней Азии (Сюнт-Хасардагский заповедник, Туркменистан) предпочитают хорошо дренируемые почвы с близким уровнем грунтовых вод и растут обычно непосредственно вдоль русел рек, на прирусловых валах или на низких галечных островах реки. Весьма вероятно, что сходной экологией по отношению к дренированности почв обладали и древние платаны, что подтверждается приуроченностью остатков листьев многих меловых видов к песчаным грубозернистым отложениям русел и береговых валов. Мелкие размеры листьев платанов из ископаемых лесов Джиракудука, вероятнее всего, связаны с засолением почв. На юго-востоке США известны солеустойчивые платановые леса, растущие полосой на песчаных почвах вдоль берега океана в зоне штормовых заплесков соленых вод (Сандерсон, 1979).

Для большинства остатков лесов в Джиракудуке, как уже указывалось, характерны небольшой диаметр стволов и довольно густое их расположение (расстояния между центрами стволов всего 10—40 см, реже — до 2 м). Такая структура характерна для молодых насаждений (стадия жердняка). По-видимому, деревья в таких лесах обычно не достигали своего полного развития. Возможно, причина этого — недолговечность возвышений, на которых росли островки леса (возвышения размывались при штормовых нагонах вод), или неблагоприятные условия роста деревьев при засолении почв.

В осадках, располагающихся между захороненными стволами и в слоях, залегающих по соседству с лесами и палеопочвами, обнаружены остатки разнообразных наземных позвоночных. Среди них многие, вероятно, использовали платановые леса как среду существования. Это гигантские летающие ящеры семейства Azhdarchidae (Несов, 1991), по-видимому, имевшие убежища для выведения потомства на вершинах крупных деревьев (найдены косточки очень молодых особей на уровне палеопочв), и крупные нелетающие птицы семейства Kuszholiidae (Несов, 1992), очевидно, находившие в густых зарослях убежища от хищников. Видимо, в кронах крупных деревьев жили небольшие крупнокоготные длинношеие динозавры рода Chilantaisaurus из подотряда Segnosauria. Эти животные могли передвигаться по земле, по вертикальным стволам и висеть на больших ветвях с помощью когтей всех четырех конечностей (аналогично современным панголинам и ленивцам). Чилантайзавры Джиракудука, вероятнее всего, питались листьями или содержимым весьма многочисленных здесь гнезд Desertiana (Несов, 1988), принадлежавших примитивным социальным перепончатокрылым насекомым (Polystinae?). В этих лесах встречались древнейшие из известных копытных (кондиляртр) семейств Mioclaenidae и Periptychidae размером с мелкого кролика и еще более примитивные «прекондиляртры» (отряда Mixotheridia). Из других млекопитающих здесь обитали

представители рода Paranyctoides, возможно, близкие к семейству Nyctitheriidae и к рукокрылым (Chiroptera), а также небольшие, предположительно насекомоядные плацентарные отряда Proteutheria.

Сохранение остатков лесов на месте произрастания требует особых условий захоронения, так как естественные процессы разрушения древесины вызывают падение деревьев обычно уже через несколько лет после их гибели. Существенно дольше стоят на корню деревья, оказавшиеся на дне современных водохранилищ, поскольку в подводных условиях разложение древесины резко замедляется. Тонкая слойчатость рыхлого песка между конкреционными трубами и присутствие в этой породе внутриформационных катунов глин и слойков, сильно обогащенных слюдой, указывают на образование осадка, захоронявшего леса, в подводных условиях, а не в результате эолового переноса песка или штормового заброса его на берег водой. В песке между трубами найдены зубы акул (Hybodus, Scapanorhynchus, Cretolamna и др.), бо́льшая часть найденных экземпляров относится к солоноватоводным видам. Здесь же встречаются остатки ракообразных, солоноватоводных и пресноводных черепах (Shachemys, Trionyx). Такой состав остатков животных свидетельствует о том, что этот бассейн был солоноватоводным лиманом. Наружная поверхность конкреционных труб нередко имеет окольцовывающие гребни, соответствующие слойчатости окружающей породы (табл. II, *2*). Прослои осадка, обогащенные слюдой или мелкими катунами глин, продолжаются из рыхлой породы между трубами внутрь стенок труб. Следовательно, песчаник внутри стенок труб и между ними представляет собой один и тот же осадок, а конкреционные трубы сформировались уже после засыпания леса, в подводных условиях, в результате ожелезнения песка, прилежавшего к стволам деревьев.

Скорость компенсаторного погружения в Джиракудуке не была значительной. Вычисленная с большим приближением, она могла быть равной 1 м за 27 000 лет (Несов, 1992). Для засыпания стволов на 4 м необходимо было бы более 100 000 лет. Ясно, что в таком случае древесина разрушилась бы полностью. Для сохранения деревьев в вертикальном состоянии необходимо было быстрое тектоническое опускание местности примерно на те же 4 м. О неустойчивости тектонической обстановки в позднем туроне—коньяке Джиракудука, благоприятствовавшей погружению прибрежных лесов в подводное состояние, свидетельствуют многочисленные нептунические дайки. Эти образования (Верзилин, 1963) представляют собой трещины, которые образовались на дне водоемов при древних землетрясениях и впоследствии были засыпаны осадками, обычно имеющими другой состав, чем окружающие породы. Верхние кромки таких даек в Джиракудуке как раз и соответствуют верхней половине биссектинской свиты. Эти дайки имеют протяженность до 150 м и более, толщину от 2 до 20—25 см, они рассекают породу на глубину в десятки метров. Некоторые такие дайки Джиракудука позволяют видеть вертикальные смещения между блоками. Надо отметить, что в мелу весь Арало-Кызылкумский вал (Шульц, 1972) характеризовался повышенной сейсмичностью, и нам известны нептунические дайки на нем не только в туроне—коньяке Центральных Кызылкумов, но и в сеномане и альбе Юго-Западных Кызылкумов, к северо-западу от хр. Султан-Увайс, близ пос. Ходжакуль. Таким образом, кажется вполне вероятным, что небольшие участки прибрежных лесов Джиракудука в результате одного или нескольких землетрясений опустились ниже уровня моря и были затоплены водами близлежащих лиманов и в дальнейшем быстро захоронены осадками, двигавшимися с более мелководных участков либо с суши. Ко времени такого засыпания стволы обычно уже лишались коры.

Минеральный состав трубчатых конкреций из ископаемых лесов Джиракудука ныне представлен окислами и гидроокислами трехвалентного железа и четырехвалентного марганца. Такой состав конкреций не является первичным, так как для их формирования требуется миграция огромных масс ионов железа,

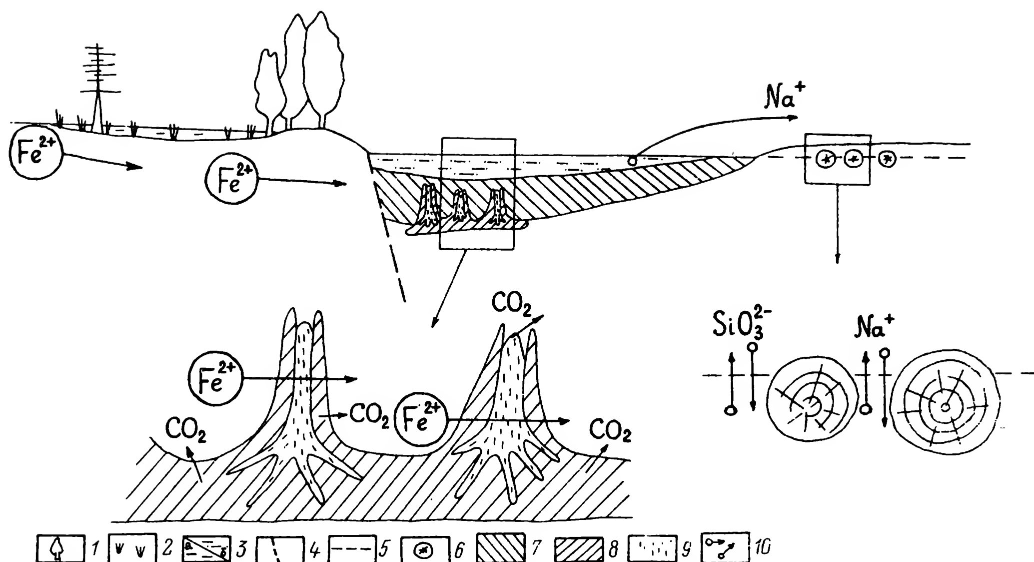


Рис. 3. Условия образования сидеритовых конкреций и окремнения древесины на приморских низменностях Джиракудука.

1 — платановые леса; *2* — болотная растительность; *3* — бассейны: *а* — пресные воды, *б* — солоноватые воды лимана; *4* — разлом со смещением блоков, приведший к погружению участка леса на дно лимана; *5* — уровень грунтовых вод; *6* — засыпанные стволы плавника; *7* — косослойчатый песок; *8* — сидеритовые конкреции; *9* — древесина внутри конкреционных труб; *10* — направления движения ионов в грунтовых водах.

а соединения трехвалентного железа очень плохо растворимы. Высокой миграционной способностью обладают ионы двухвалентного железа, которые особенно устойчивы в восстановительной среде, при низких и средних значениях pH. В этих условиях наиболее характерными соединениями двухвалентного железа будут сульфиды и карбонат (сидерит, $FeCO_3$). В трубчатых конкрециях и в базальной плите в Джиракудуке не найдены псевдоморфозы окислов и гидроокислов железа по кристаллам пирита и другим сульфидам, нет и характерных вздутий и трещин, возникающих при окислении сульфидных конкреций. Следовательно, в первичном составе отмеченных конкреций сульфиды не доминировали.

В некоторых конкрециях в Джиракудуке, недавно обнаженных эрозией на дне оврагов, встречаются небольшие островки сидерита, еще не затронутые окислением. В связи с этим весьма вероятно, что первичный состав обсуждаемых конкреций был сидеритовым. Кроме того, в Кустанайской обл. Казахстана в песчаниках коньяка—сантона—?нижнего кампана, относящихся к средней части аятской свиты, вскрытых в стенках Соколовского железорудного карьера, Л. А. Несову удалось найти аналогичные конкреционные трубы вокруг стволов деревьев, образованные сидеритом. Часть их располагалась горизонтально, а 6 экземпляров в 2 м выше — вертикально, с опорой на тонкую базальную плиту. Диаметр одного из лежащих в породе остатков стволов близок к 15 см, но диаметр бывших стволов в вертикальных остатках не превышал 4—8 см. Толщина стенок труб — около 1.5 см. Сидерит серого цвета, заполняет пространства между зернами песчаника трубчатых конкреций, но с поверхности на 0.7—1 см он окислен до окислов и гидроокислов железа, рыжевато-бурого цвета. Учитывая быстрые темпы вскрышных работ на карьере, можно оценить скорость окисления сидеритовых конкреций в климате данного региона примерно в 0.5—1 см за 7—10 лет. Следует отметить, что окисление конкреций, сложенных сидеритом, не вызывает растрескивания их поверхности или существенного снижения их прочности.

Образование сидерита характерно для неморских условий, особенно часто он встречается в фациях дельтовых болот, где в значительных количествах присутствуют ионы железа (Лидер, 1986). Поскольку в трубчатых конкрециях и в базальных плитах Джиракудука связано огромное количество железа, рост конкреций не мог идти только за счет мобилизации ионов железа из их ближайшего окружения. Должен был существовать постоянный привнос ионов Fe^{2+} извне. Наиболее вероятно поступление железа с латеральным током грунтовых вод, образовавшихся на заболоченных территориях (рис. 3). В почвах болот и влажных полузаболоченных лесов вследствие большого количества органического вещества и медленного просачивания воды вглубь создается кислая, обедненная кислородом среда, из которой подвижное в таких условиях закисное железо (Fe^{2+}) обычно выносится в значительном количестве как в виде ионов, так и в виде растворимых комплексных соединений с органическим веществом (Шварцев, 1978). Эти грунтовые воды в былых ландшафтах Джиракудука, вероятно, просачивались в направлении бассейнов конечного стока и разгружались на дне лиманов (см.: Джамалов и др., 1977). Наиболее легко такие воды могли мигрировать по прослоям внутриформационных конгломератов, весьма обычных в биссектинской свите. Таким образом, в донных осадках, окружавших захороненные стволы деревьев, осуществлялось постоянное движение вод, обогащенных Fe^{2+}. Поскольку древесина внутри конкреционных труб практически не сохранилась, остается предполагать, что кислорода в токе грунтовых вод было достаточно для того, чтобы древесина медленно разлагалась до H_2O и CO_2, а не просто обугливалась, как это бывает в анаэробных условиях. Под влиянием разложения органического вещества в окружающей стволы породе создавалась восстановительная кислая среда. Углекислый газ диффундировал в осадок с образованием в присутствии воды карбонат-иона. В пространствах между песчаными зернами, окружавшими стволы, в результате встречи ионов Fe^{2+} из грунтовых вод с карбонат-ионами формировались все новые и новые массы сидерита. Именно таким образом происходило образование чехловидных железистых конкреций. В данном химическом процессе нельзя исключать и влияние микроорганизмов.

В Джиракудуке, кроме обычных круглых в сечении конкреций, встречаются трубы с бобовидным внутренним сечением (табл. II, *2*), а также сложные конкреции, у которых внутри трубы оказываются концентрически вложенными еще две и более трубчатых конкреций меньшего диаметра (табл. III, *2*), в большей или меньшей степени слитых друг с другом. Образование таких сложных конкреций можно представить следующим образом. В щелевидное пространство между первоначально сформированной конкреционной трубой и уменьшившимся в диаметре стволом сверху попадал песок, и процесс формирования сидеритового чехла вокруг остатков древесины начинался снова. Если песок попадал внутрь первичной конкреции периодически, то могло образоваться несколько вложенных друг в друга труб. Если же проникновение песка было относительно постоянным, то внутреннее пространство конкреции почти целиком заполнялось сидеритом. Вогнутость бобовидного сечения конкреций (табл. II, *2*), вероятно, ориентирована в ту сторону, с которой поступала грунтовая вода с ионами железа и кислородом. Для леса участка *3* такое направление было с северо-востока, со стороны современных гор Тубаберген и Букантау, которым, судя по реконструкциям областей сноса (см.: Пятков и др., 1967), видимо, соответствовали низкие возвышенности позднего турона—коньяка. Отпечатки древесины на внутренней поверхности труб чаще могли сохраняться со стороны, с которой меньше всего поступало кислорода с водой.

Кроме трубчатых конкреций, ожелезнение в биссектинской свите наблюдается в поверхностном слое глинистых галек внутриформационных конгломератов. Сидеритизация этих галек, вероятно, шла при участии органического вещества, которое адсорбировалось на поверхности глины.

Кроме Джиракудука, вертикальные ожелезненные трубы, сформировавшиеся вокруг стволов деревьев, известны в верхней части альб—сеноманских отложений ходжакульской свиты Каракалпакистана, в частности в районе оврага Ходжакульсай и оз. Ходжакуль на северо-западе от хр. Султан-Увайс (Шульц, 1972), а также на горе Кокча (=Якши-Кокча) к востоку-юго-востоку от восточной оконечности хр. Султан-Увайс (Шульц, 1963, 1972; Давиташвили, Захариева-Ковачева, 1975). Ранее ископаемый лес на горе Кокча, состоящий из сотен трубчатых конкреций, по тафономическому сходству с находками в стратотипе ходжакульской свиты датировался сеноманом (Шульц, 1972). Ныне в связи с обнаружением ископаемых лесов того же типа в верхнем туроне и коньяке Джиракудука остатки леса на горе Кокча следует датировать более широким временны́м интервалом, чем ранее, а именно поздним альбом—коньяком. Ископаемые леса из трубчатых конкреций, так же как и нептунические дайки, можно рассматривать как индикаторы неустойчивой тектонической обстановки прошлого.

Замечательной особенностью биссектинской свиты является присутствие, кроме отмеченных ожелезненных остатков лесов, еще и окремненной древесины в виде горизонтально лежащих стволов и их фрагментов. При этом вмещающие породы с остатками деревьев двух названных типов внешне не различаются. Наличие в одних и тех же пачках пород окремненных остатков и железистых конкреций довольно необычно, поскольку кремний и железо бывают в растворимой форме при разных химических условиях. Сочетание отмеченных двух типов минерализации в одном образце в практике наших полевых работ наблюдалось только дважды в верхней части ходжакульской свиты (сеноман) близ возвышенности Шейхджейли в Каракалпакистане. Там горизонтально лежавшие фрагменты стволов имели тонкую железистую корочку снаружи и слабо окремненную древесину внутри. Последняя при касании пальцами рассыпалась в тончайшую пыль, состоящую из кремнистых иголочек.

В нейтральной и слабокислой средах, которые преобладают во многих природных обстановках, кремний переносится в виде комплексирующихся с водой молекул H_4SiO_4 (ортокремниевая кислота). Растворимость в воде этого соединения очень невелика и варьирует от 5 до 30 мг на 1 л. Однако при наличии в среде ионов щелочных металлов, например натрия, образуются метасиликаты, которые обладают существенно лучшей растворимостью; большую роль в увеличении последней играет повышение температуры (Богомолов и др., 1967; Дмитриевский и др., 1971; Айлер, 1982). Так, в природных рассолах содержание растворенного кремнезема достигает 1745 мг/л, а в горячих источниках с сильно щелочной водой в Калифорнии оно превышает 5000 мг/л. В обстановке с метасиликатом натрия окремнение древесины (с образованием опала-тридимита) идет довольно быстро, что проверено посредством лабораторных экспериментов (Laroche, 1986). В природе скорости минерализации древесины могут быть значительными. Так, в вулканических пеплах в захороненной древесине уже через 100 лет появляются первые признаки окремнения, а через 36 000 лет окремнение оказывается уже вполне выраженным (Karowe, Jefferson, 1987). Благоприятствовать окремнению здесь могут влажность климата, тонкодисперсность породы (облегчается вымывание ионов) и высокая проницаемость ее для растворов.

На приморских низменностях Джиракудука источником Na^+ могли быть солоноватые воды лиманов. Наиболее подходящим местом, в котором могло происходить окремнение древесины, были грунты маршей, часто заливаемых при ветровых нагонах вод. Стволы деревьев, какое-то время пробывшие в лимане в виде плавника, забрасывались на марш штормом или при ветровых нагонах вод. Здесь стволы под действием силы тяжести довольно быстро погружались в рыхлый, насыщенный водой песок и окончательно захоронялись новыми порциями осадков при последующих штормах и наводнениях. Вместе

с древесиной на марши попадала солоноватая вода, содержавшая ионы Na^+ и повышавшая щелочность грунтовых вод. В сухой период в песчаных грунтах должен был происходить капиллярный подъем грунтовых вод, при этом их минерализация существенно повышалась, особенно на фронте этого подъема. Колебания уровня воды в лиманах вследствие сгонно-нагонных явлений, штормов и т. п. должны были вести к сопряженным колебаниям уровня грунтовых вод на маршах. Все это обеспечивало многократное вертикальное движение растворов, содержавших кремний, в верхнем слое грунта, в том числе через стволы деревьев. Таким образом, процессы образования сидеритовых конкреций и окремнения древесины могли протекать пространственно близко друг от друга, однако первые были связаны с глубокими грунтовыми водами, а вторые — с поверхностными. Сильное прогревание солнцем верхних слоев грунта на марше должно было способствовать повышению растворимости кремнезема и ускорению процессов окремнения.

В Джиракудуке приблизительно на уровне ископаемых лесов *1—6* найдено несколько образцов окремненной древесины. По предварительным определениям Д. В. Громыко, из покрытосеменных растений здесь предполагается присутствие *Platanaceae* и *Hamamelidaceae,* а из хвойных — *Podocarpus* и *Taxodiaceae.* Состав этих растений указывает на то, что древесина не только происходила из близлежащих платановых лесов, но и могла быть принесенной реками из других участков низменностей, а также с более возвышенных местообитаний.

Известны находки современной окремненной древесины в осадках приморского бассейна, приспособленного для садки соли, в Таиланде и в грунте польдера в Голландии (Buurman et al., 1973). Авторы отмечают, что окремнение шло в кислой сульфатной среде, однако кислотность грунта там, по нашему мнению, была вторичной из-за окисления пирита, начавшегося после осушения бассейнов. Важно, что в обоих случаях окремнение связано с прибрежными засоленными осадками.

Химические реакции, которые идут при окремнении древесины, плохо изучены. Р. Айлер (1982) отмечает, что экспериментальным путем установлено образование из целлюлозы и кремнезема сложного кремнийорганического соединения. Содержание органических составляющих в окремненной древесине с течением времени уменьшается.

В целом клеточная стенка растений имеет довольно высокое сродство с кремнеземом. У многих растений происходит прижизненное накопление кремнезема в клеточных стенках и внутри клеток в минеральной или кремнийорганической форме, особенно сильно это проявляется у хвощей, осок, злаков. У древесных двудольных из 51 семейства известно накопление кремнезема в древесине в виде обособленных телец (Carlquist, 1988; IAWA..., 1989). Кроме того, кремнезем является одним из ведущих элементов зольного остатка растительных материалов (Шварцев, 1978). Возможно, что легкость и быстрота, с которой идут процессы окремнения растительных тканей, связаны с тем, что живые растения с древнейших времен сталкивались с проблемами транспорта и депонирования кремнекислоты, которая поступала с почвенными растворами.

У животных окремнение известно только у некоторых представителей вендской (докембрийской) фауны. Возможно, это связано с тем, что их кутикула, как и у современных асцидий, содержала вещества, имевшие химическое строение, близкое к целлюлозе. В отложениях биссектинской свиты ткани животного происхождения фоссилизировались лишь за счет фосфатизации, это касается костей, а также хитина насекомых и ракообразных, а иногда мягких тканей у моллюсков и млекопитающих.

При сопоставлении обстановок сидеритизации и окремнения в верхнем туроне и коньяке Джиракудука выявлено, что эти процессы — индикаторы древних сред. При климате, более аридном, чем в коньяке Джиракудука, вследствие бо-

лее быстрого разложения органического вещества в грунте улучшалась аэрация и уменьшалось содержание закисного железа в грунтовых водах, которые становились более щелочными. В такой обстановке будут идти преимущественно процессы окремнения древесины, что можно видеть, например, в сантоне Северо-Восточного Приаралья и Западной Ферганы. При этом остатки деревьев будут окремняться не только в поверхностных слоях грунта маршей, но и на дне бассейнов.

При гумидности климата, более высокой, чем в коньяке Джиракудука, за счет усиления промывного режима будет затрудняться процесс окремнения стволов, лежащих в осадках маршей. Вместе с тем промывной режим, способствуя проникновению в грунт кислорода, будет препятствовать миграции закисного железа, поэтому при усилении увлажнения процесс сидеритизации должен становиться все менее вероятным. При застойном режиме грунтовых вод отсутствие в них кислорода определяет углефикацию растительных остатков. При наличии морских вод биогенная сульфат-редукция ионов SO_4^{2-} даст S^{2-} (Лидер, 1986), и в присутствии железа в грунтовых водах будет идти пиритизация углефицирующейся древесины (Михайловский карьер Курской обл., юра, бат—келловей).

Известно значительное число других вариантов минерализации древесины, кроме названных, например ее замещение карбонатом кальция, фосфатами (Buurman, 1972), солями стронция, соединениями меди и др. Многие из этих процессов после соответствующего изучения могли бы стать палеогеографическими индикаторами соответствующих сред формирования грунтовых вод и осадконакопления, а также обстановок диагенеза.

Изученная коллекция листовой флоры коньяка Джиракудука хранится в Лаборатории стратиграфии и палеонтологии Всероссийского геологического института (ВСЕГЕИ, Санкт-Петербург), остатки окремненной древесины с близких уровней — в Лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

Авторы благодарны Т. В. Егоровой, Ю. Л. Макарычеву, А. А. Оскольскому, О. Н. Слесарю, Н. С. Снигиревской, С. Н. Чукову, И. М. Яхимовой за консультации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айлер Р. Химия кремнезема: растворимость, полимеризация, коллоидные и поверхностные свойства, биохимия. Ч. 1, 2. М., 1982. 1127 с.

Богомолов Г. В., Плотникова Г. Н., Титова Е. А. Кремнезем в термальных и холодных водах. М., 1967. 112 с.

Верзилин Н. Н. Меловые отложения севера Ферганской впадины и их нефтеносность // Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. 1963. Т. 70. Вып. 2. С. 1—220.

Давиташвили Л. Ш., Захариева-Ковачева К. Происхождение каменных лесов. Тбилиси, 1975. 195 с.

Джамалов Р. Г., Зекцер И. С., Месхетели А. В. Подземный сток в моря и Мировой океан. М., 1977. 94 с.

Дмитриевский Г. Е., Мартынова Л. Г., Антошенко Е. И., Лукомская З. Т. Растворимость кремнекислоты в растворах щелочей и карбонатов натрия и калия // ЖПХ. 1971. Т. 40. Вып. 1. С. 2381—2386.

Измайлов И. Ф., Доминик П. Н. Местонахождение динозавров в Кара-Калпакских Кзыл-Кумах // Соц. наука и техника (Ташкент). 1938. № 5. С. 87—91.

Лидер М. Р. Седиментология. Продукты и процессы. М., 1986. 439 с.

Несов Л. А. Комплексы остатков организмов как индикаторы гидрохимического состояния водоемов мела Средней Азии // Гидрология и гидрохимия водоемов различных климатических зон. Владивосток, 1980. С. 137—153.

Несов Л. А. Следы жизнедеятельности организмов позднего мезозоя—палеоцена Средней Азии и Казахстана как индикаторы древней среды обитания позвоночных //

Тр. XXX Сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва и VI Сессии Украинск. палеонтол. о-ва. Киев, 1988. С. 76—92.

Несов Л. А. Мелкий ихтиорнис и другие находки птиц в биссектинской свите (верхний мел) Центральных Кызылкумов // Тр. ЗИН АН СССР. 1990. Т. 210. С. 59—62.

Несов Л. А. Гигантские летающие ящеры семейства Azhdarchidae. II. Среда обитания, седиментологическая обстановка захоронения остатков // Вестн. ЛГУ. Сер. 7. 1991. Вып. 3 (№ 21). С. 16—24.

Несов Л. А. Обзор местонахождений остатков птиц мезозоя и палеогена СССР и описание новых находок // Русск. орнитол. журн. 1992. Т. 1. № 1. С. 7—50.

Пятков К. К., Пяновская И. А., Бухарин А. К., Быковский Ю. К. Геологическое строение Центральных Кызылкумов. Ташкент, 1967. 178 с.

Сандерсон И. Северная Америка. М., 1979. 299 с.

Синицын В. М. Древние климаты Евразии. Ч. 2. Мезозой. Л., 1966. 166 с.

Соседко А. Ф. Кладбище позвоночных в центре пустыни Кызыл-Кум // Соц. наука и техника (Ташкент). 1937. № 5. С. 106—111.

Соседко А. Ф. К статье Ф. Ф. Измайлова и П. Н. Доминика «Местонахождение динозавров в Кара-Калпакских Кзыл-Кумах» // Соц. наука и техника (Ташкент). 1938. № 7. С. 90—91.

Сачава А. В. Красноцветы мела Средней Азии. Л., 1968. 122 с.

Шварцев С. А. Гидрогеохимия зоны гипергенеза. М., 1978. 287 с.

Шилин П. В. Позднемеловые флоры Казахстана. Систематический состав, история развития, стратиграфическое значение. Алма-Ата, 1986. 136 с.

Шульц С. С., мл. Меловые леса в низовьях Аму-Дарьи (район Султануиздага и Кокчи) // Тез. докл. IX Сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1963. С. 77—78.

Шульц С. С., мл. Геологическое строение зоны сочленения Урала и Тянь-Шаня. М., 1972. 207 с.

Buurman P. Mineralization of fossil wood // Scripta Geologica. 1972. Vol. 12. P. 1—43.

Buurman P., van Breemen N., Henstra S. Recent silicification of plant remains in acid sulphate soils // N. Jahrb. Miner. Monatsh. 1973. H. 3. S. 117—124.

Carlquist S. Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Berlin—Heidelberg—N. Y.—London—Paris—Tokyo, 1988. 436 p.

IAWA list of microscopic features for hardwood identification // IAWA Bul. / Ed. by E. A. Wheeler, P. Baas, P. E. Gasson. (Publ. for the Int. Assoc. of Wood Anatomists, Leiden, The Netherlands). N. S. 1989. Vol. 10. N 3. P. 219—332.

Karowe A. L., Jefferson T. H. Burial of trees by eruptions of Mount St. Helens, Washington: implications for the interpretation of fossil forests // Geol. Mag. 1987. Vol. 124. N 3. P. 191—204.

Laroche J. Phénomènes de pétrification réalisés in vitro. I. Silicification des eléments ligneux // Rev. Cytol. et Biol. Vég. Bot. 1986. Vol. 9. N 3-4. P. 213—232.

Roček Z., Nessov L. A. Cretaceous anurans from Central Asia // Palaeontographica. A. 1993. Bd 226. S. 1—54.

Санкт-Петербургский университет
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 VIII 1994

SUMMARY

Remnants of forests as groups of the trees were found in the Upper Turonian and Coniacian (Upper Cretaceous) deposits of Uzbekistan (locality at Dzhyrakuduk, Central Kizylkum Desert). Only concretions are preserved with the imprints of trunks, roots and leaves inside. These concretions were primarily formed by siderite ($FeCO_3$). Underground water which came from the semihumid inland areas provided Fe^{2+} and macerated wood give the CO_2 and CO_3^{2-}. This water came out below the water level of the basins. Probably the silicification of wood in the same formation was in the environment with large amount of Na^+ ions (provided by the estuarine brackish water). Horizontal wood trunks in Dzhyrakuduk probably were mineralized on the marshes and beaches in the position near the waterlevel of the basin, in soft sediment, after the two-directional filtration of alkaline solutions with silica.

УДК 561.42 : 581.45 : 551.762(575.1)

В. А. Самылина, Н. В. Лузина

ЗНАЧЕНИЕ ЭПИДЕРМАЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ ЛИСТЬЕВ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ ЮРСКИХ ГОЛОСЕМЕННЫХ АНГРЕНА (УЗБЕКИСТАН)

V. A. SAMYLINA, N. V. LUSINA. SIGNIFICANCE OF EPIDERMAL LEAF CHARACTERS FOR SYSTEMATICS OF THE YURASSIC GYMNOSPERMS OF ANGREN (UZBEKISTAN)

Среди листовых остатков в среднеюрских угленосных отложениях Ангрена доминируют листья чекановскиевых. Они относятся к 2 родам — *Czekanowskia* и *Phoenicopsis*. Листья чекановский принадлежат к 2 морфотипам — узкосегментному (*Czekanowskia* ex gr. *rigida*) и широкосегментному (*C.* ex gr. *latifolia*). Листья феникопсисов относятся к узколистному морфотипу (*Phoenicopsis* ex gr. *angustifolia*). Применение кутикулярного анализа позволяет в пределах каждого из морфотипов выделить виды, хорошо отличающиеся друг от друга по эпидермальному строению листьев. Во флоре Ангрена установлено 4 вида рода *Czekanowskia* (*C. australis, C. sixteliae, C. uzbekistanica* и 1 новый вид) и 6 видов рода *Phoenicopsis* (*P. asiatica, P. dentata, P. taschkessiensis* и 3 новых — *P. angrenica, P. gomolitzkyi* и *P. densistomatica*). Составлен ключ для определения листовых остатков чекановскиевых Ангрена по признакам эпидермального строения. Приведено описание новых видов рода *Phoenicopsis*.

В юрских угленосных отложениях Ангренской долины (ангренская свита, средняя юра) содержатся многочисленные макроостатки растений как споровых (хвощевых, плауновидных, папоротников), так и голосеменных (саговниковых, беннеттитовых, гинкговых, чекановскиевых, хвойных). Эти растительные остатки (в основном отпечатки листьев и облиственных побегов) в большинстве случаев не отличаются особо хорошей сохранностью ни по тонкости деталей морфологического строения, ни по полноте объектов. Обычно они покрыты темной углистой коркой — фитолеймой. Фитолеймы споровых растений при соприкосновении с воздухом рассыпаются на мельчайшие частицы. Фитолеймы голосеменных более прочные и довольно легко поддаются мацерации. Полученные в результате химической обработки кутикулярные пленки позволяют изучать строение эпидермы листьев или других органов растений, что в свою очередь является основой для определения систематического положения исследуемых растений и их таксономического разнообразия. Благодаря обилию фитолейм голосеменных юрская флора Ангрена является ценнейшим и интереснейшим объектом изучения юрской флоры Средне-Азиатской провинции Евро-Синийской палеофлористической области.

Буроугольное месторождение в долине р. Ангрен было открыто в предвоенные годы, тогда же М. О. Брик и Т. А. Сикстель определили первые небольшие сборы ископаемых растений из этой толщи. Т. А. Сикстель (1953) принадлежит и первая большая работа о юрской флоре Ангрена. В течение многих лет эту флору изучал Н. П. Гомолицкий (1962а, б, 1963, 1974; Гомолицкий, Лобанова, 1969; Гомолицкий и др., 1981). Именно он первым применил при исследовании флоры Ангрена кутикулярный анализ. В частности, на основе кутикулярного анализа им были выделены новый род хвойных —

Podocarpophyllum, а также ряд новых видов саговниковых, беннеттитовых и гинкговых.

В итоговой статье о юрской флоре Ангрена Гомолицкий (Гомолицкий и др., 1981) приводит список флоры, включающий в себя 47 названий, из которых 30 — голосеменные: *Nilssoniopteris angustifolia* Dolud., *N. angrenica* Gomol., *Nilssoniopteris* sp., *Pterophyllum angrenica* Gomol., *Cycadolepis angrenica* Gomol., *C. minuta* Gomol., *Ctenis angrenica* Gomol., *Nilssonia serrata* Pryn., *Ginkgo lepida* Heer, *G. troitzkii* Gomol., *G. sibirica* Heer, *Ginkgo* sp., *Baiera gracilis* L. Bunbury, *Sphenobaiera* cf. *longifolia* (Pomel) Florin, *S. spectabilis* (Nath.) Florin, *Czekanowskia latifolia* Tur.-Ket., *C. rigida* Heer, *Phoenicopsis angustifolia* Heer, *P. taschkessiensis* Krass., *Pseudotorellia angrenica* Gomol., *Podozamites lanceolatus* (Lindl. et Hutt.) W. Schimp., *Brachyphyllum* sp., *Pagiohyllum* sp., *Podocarpophyllum singulare* Gomol., *Elatocladus* sp., *Taxus harrisii* Florin, *Taxocladus* sp., *Pityocladus ferganensis* Tur.-Ket., *Pityophyllum longifolium* Nath., *Elatides* sp., *Carpolithes cinctus* Nath.

Этот список юрских голосеменных Ангрена должен быть дополнен семенным папоротником *Grenana angrenica*, описанным В. А. Самылиной (1990) по сборам Л. Ю. Буданцева 1976 г.

Нам представляется, что приведенными в данном списке видами не исчерпывается разнообразие ископаемых голосеменных Ангрена, и мы решили провести ревизию юрских голосеменных этого месторождения на основе кутикулярного анализа с применением светового и электронного сканирующего микроскопов. Материалом для исследования послужили сборы ископаемых растений, сделанные В. А. Самылиной в 1978 г. на действующем угольном разрезе Ангренского месторождения при любезном содействии Н. П. Гомолицкого, а также более обширные сборы, предпринятые В. А. Самылиной и Д. В. Громыко в 1982 г. В данной статье рассматривается участие представителей класса *Czekanowskiopsida* в юрской флоре Ангрена.

Среди листовых остатков голосеменных Ангрена количественно доминируют чекановскиевые, листья которых зачастую устилают плоскости наслоения или образуют в смеси с породой самостоятельные линзы и прослои, нередко составляя монодоминантные захоронения. Листовые остатки чекановскиевых относятся к 2 родам — *Czekanowskia* и *Phoenicopsis*. Первоначально в 1939 г. Сикстель по морфологическим признакам определяла в составе юрской флоры Ангрена *Czekanowskia rigida* Heer, *C. latifolia* Tur.-Ket. и *Phoenicopsis angustifolia* Heer. Заметим, что в то время эти роды еще не выделялись в отдельный класс, а рассматривались обычно в составе класса *Ginkgoopsida*.

Как видно из приведенного выше списка, Гомолицкий в 1981 г. оставил эти определения, дополнив их названием 1 вида — *Phoenicopsis taschkessiensis* Krass. Последний определен на основе кутикулярного анализа, изображен, описан (Гомолицкий и др., 1981) и не вызывает сомнений. Остальные определения нуждаются в комментариях.

Czekanowskia rigida и *Phoenicopsis angustifolia* являются типовыми видами родов. Они были выделены еще в прошлом веке на материале из Иркутского бассейна (Heer, 1876) и, естественно, описаны только по морфологическим признакам. Определение этих видов в составе флоры Ангрена в 40—50-е годы XX в. соответствовало общепринятой палеоботанической практике того времени. К 80-м годам кутикулярный анализ получил широкое признание и подход к употреблению этих названий изменился. Стало ясно, что морфологические признаки листьев чекановскиевых, за редкими исключениями, не могут быть использованы в качестве видовых. При отсутствии данных об эпидермальном строении утвердилась практика фиксации морфологической группы: для рода *Czekanowskia* — *C.* ex gr. *rigida* для листьев с сегментами не более 1 мм шир. и *C.* ex gr. *latifolia* для листьев с сегментами более 1 мм шир.; для рода *Phoenicopsis* — *P.* ex gr. *angustifolia* для листьев не более 6 мм шир.

и *P.* ex gr. *speciosa* для листьев более 6 мм шир. Предполагалось, что каждая из этих морфологических групп включает в себя ряд самостоятельных видов. Для рода *Phoenicopsis* это было доказано с помощью кутикулярных исследований (Самылина, 1972). Важным было и то, что в результате ревизии старых коллекций, подкрепленной новыми сборами из классических местонахождений, была получена эпидермальная характеристика ряда широко вошедших в палеоботаническую литературу видов мезозойских голосеменных, в частности *Czekanowskia rigida* и *Phoenicopsis angustifolia* (Долуденко, Рассказова, 1972). Теперь для определения этих видов требуется представить доказательства идентичности эпидермального строения исследуемых образцов и образцов из типовых местонахождений. В случае с флорой Ангрена этого сделано не было.

Вид *Czekanowskia latifolia* был описан А. Т. Турутановой-Кетовой (1931) на материале из бассейна оз. Иссык-Куль по морфологическим признакам, причем сохранность материалов такова, что исключает возможность применения кутикулярного анализа. Впоследствии оказалось, что виды с подобными листьями часто встречаются в мезозойских отложениях Средней Азии и Казахстана, обычно они и определялись под этим названием (Турутанова-Кетова, 1936; Сикстель, 1952, 1953; Генкина, 1966; Орловская, 1968, 1974, и др.). Это же название применил Гомолицкий (1963) для ангренских листьев чекановский с широкими сегментами, для которых он изучил эпидермальное строение. Вскоре стало ясно, что аналогичные листья из того же региона могут иметь иное строение эпидермы (Орловская, 1968; Долуденко, Орловская, 1976). Все это не нашло отражения в списке флоры Ангрена, составленном Гомолицким в 1981 г. Фактически приведенные там определения чекановскиевых явились лишь констатацией наличия во флоре Ангрена 2 морфологических типов листьев чекановский — *Czekanowskia* ex gr. *rigida, C.* ex gr. *latifolia* — и 1 морфологического типа листьев феникопсисов — *Phoenicopsis* ex gr. *angustifolia,* к которому относится и описанный Гомолицким из Ангрена *P. taschkessiensis.*

Для выявления разнообразия чекановскиевых в толще ангренской свиты требовалось изготовление большого количества препаратов кутикул из фитолейм. Это было проделано нами дважды: первый раз — В. А. Самылиной в 1985 г. в процессе обработки материала для монографического изучения рода *Czekanowskia,* второй раз — Н. В. Лузиной в 1993 г. при работе над диссертацией. В результате из отложений ангренской свиты было выделено более 200 кутикулярных пленок листьев чекановскиевых, которые мы относим к 4 видам рода *Czekanowskia* и 6 видам рода *Phoenicopsis.*

На материале из ангренской свиты В. А. Самылиной и А. И. Киричковой (1991) были описаны 2 новых вида чекановский — *Czekanowskia sixteliae* и *C. uzbekistanica.* Первый их них — *C. sixteliae* — относится к морфологической группе *C. rigida,* подроду *Czekanowskia* и встречается в разрезе свиты очень редко. Листья этого вида амфистоматные, с устьицами, собранными в ряды. Вид интересен тем, что стенки основных клеток эпидермы листьев этого растения извилистые. Это редкий признак: из изученных к настоящему времени 74 видов чекановский, для которых строение эпидермы листьев известно, лишь 5 видов характеризуются извилистыми стенками клеток.

Недавно нами в составе флоры Ангрена выявлен новый вид чекановский из группы *C. rigida.* Описание его будет опубликовано в отдельной статье. Он отличается от *C. sixteliae* ровными стенками клеток эпидермы. Второй из уже опубликованных и упомянутых выше видов — *C. uzbekistanica* — самый распространенный представитель чекановскиевых в ангренской свите, он встречен более чем в 10 прослоях. Листья этого вида по строению эпидермы относятся к подроду *Vachrameevia* и соответствуют листьям, ранее описанным из той же свиты Гомолицким (1963) как *C. latifolia.* Его листья гипостоматные, с устьицами, собранными в полосы; характерные видовые признаки эпидермы — мелкие устьичные комплексы и преобладание изодиаметрических и сплюснутых

клеток среди основных клеток эпидермы в устьичных полосах. К этому же подроду *Vachrameevia* относится еще 1 вид тоже из морфологической группы *C. latifolia* — *C. australis*, недавно обнаруженный нами в одном из местонахождений ангренской свиты. Ранее он был известен из юрских отложений Южного Казахстана (Самылина, Киричкова, 1991). Листья этого вида гипостоматные, с устьицами, собранными в ряды. От листьев *C. uzbekistanica* они отличаются гораздо более крупными устьичными комплексами, часто смежными, и отсутствием цепочек сплюснутых клеток.

Виды рода *Phoenicopsis* принадлежат к 2 подродам — *Phoenicopsis* и *Windwardia*. К подроду *Phoenicopsis* относятся 2 вида — *P. asiatica* Samyl. и *P. taschkessiensis* Krass. *P. asiatica* во флоре Ангрена определен впервые. Ранее он был известен из среднеюрских отложений Казахстана и нерасчлененных ранне-среднеюрских отложений Юго-Восточного Тянь-Шаня. От других видов этого подрода *P. asiatica* отличается отсутствием каких-либо трихомных образований на основных клетках эпидермы и на побочных клетках устьиц. *P. taschkessiensis* неоднократно определялся из среднеюрских или нерасчлененных юрских отложений Казахстана, Западной Сибири, Средней Азии, в том числе из Ангрена (Гомолицкий и др., 1981). От *P. asiatica* эпидерма листьев этого вида отличается прежде всего наличием хорошо развитых папилл на основных клетках эпидермы и проксимальных папилл — на побочных клетках устьиц.

Остальные 4 вида феникопсисов ангренской свиты относятся к подроду *Windwardia*. Для них характерны амфистоматные листья; устьица, по крайней мере на нижней поверхности, собраны в полосы. Все ангренские феникопсисы этого подрода относятся к узколистным формам (не более 6 мм шир.), т. е. к морфологической группе *Phoenicopsis angustifolia*. Среди них выделяются 2 вида — *P. angrenica* и *P. gomolitzkyi* — с очень узкими листьями (не более 4 мм шир.). 2 вида — *P. dentata* и *P. gomolitzkyi* — имеют довольно редкий для чекановскиевых морфологический признак — мелкозубчатую верхушку. Все ангренские виды подрода *Windwardia* хорошо различаются по строению эпидермы листьев. Только у *P. dentata* основные клетки эпидермы имеют срединную папиллу, а побочные клетки устьиц — проксимальную. У листьев остальных видов основные клетки эпидермы имеют иные трихомные образования или вообще их лишены. Основные клетки эпидермы листьев *P. densistomatica* и *P. angrenica* извилистые, для первого из этих видов характерны частые смежные устьица.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЛИСТЬЕВ ЧЕКАНОВСКИЕВЫХ ФЛОРЫ АНГРЕНА ПО ПРИЗНАКАМ СТРОЕНИЯ ЭПИДЕРМЫ

1. Листья четырехгранные. Полная развернутая кутикулярная пленка состоит из 2 широких и 2 узких частей . . . . . Род *Czekanowskia* . . . 2.
— Листья плоские. Полная развернутая кутикулярная пленка состоит из 2 равных частей . . . . Род *Phoenicopsis* . . . 5.
2. Листья амфистоматные. Устьица на всех поверхностях листа располагаются рядами . . . . Подрод *Czekanowskia* . . 3.
— Листья гопостоматные. Устьица собраны в полосы . . . . Подрод *Vachrameevia* . . 4.
3. Стенки основных клеток эпидермы извилистые . . . *Czekanowskia sixteliae*.
— Стенки основных клеток эпидермы ровные . . . . *Czekanowskia* sp. (новый вид).
4. В устьичных полосах среди основных клеток эпидермы преобладают изодиаметрические и сплюснутые клетки. Устьица в полосах не образуют правильных рядов . . . . *C. uzbekistanica*.

— В устьичных полосах основные клетки эпидермы короткие, в том числе и изодиаметрические. Устьица слагают более или менее правильные ряды . . . . *C. australis.*

5. Листья гипостоматные . . . . Подрод *Phoenicopsis* . . . 6.

— Листья амфистоматные . . . . Подрод *Windwardia* . . . . 7.

6. Основные клетки эпидермы и побочные клетки устьиц имеют папиллу . . . . *Phoenicopsis taschkessiensis.*

— Ни основные клетки эпидермы, ни побочные клетки устьиц не имеют трихомных образований . . . . *P. asiatica.*

7. Побочные клетки устьиц имеют по проксимальной папилле, основные клетки эпидермы — срединную папиллу . . . . *P. dentata.*

— Вход в устьичную ямку окружен кутикулярным валиком. Основные клетки эпидермы не имеют трихомных образований или имеют, но в виде кутикулярных валиков . . . . 8.

8. Побочные клетки устьиц отличаются от основных клеток эпидермы большей степенью кутинизации. На ширину устьичной полосы приходится 5—9 устьиц. Часто встречаются смежные устьичные комплексы . . . . *P. densistomatica.*

— Побочные клетки устьиц по степени кутинизации мало отличаются от основных клеток эпидермы. На ширину срединной устьичной полосы приходится 4—6 устьиц. Смежные устьичные комплексы редки . . . 9.

9. Стенки основных клеток эпидермы ровные. Среди основных клеток эпидермы в устьичных полосах обычны цепочки сплюснутых клеток. Устьичные комплексы от широких до почти округлых . . . . . . *P. gomolitzkyi.*

— Стенки основных клеток эпидермы мелкоизвилистые. Среди основных клеток эпидермы в устьичных полосах сплюснутые клетки редки. Устьичные комплексы как узкие, так и широкие . . . . *P. angrenica.*

Далее описаны новые виды рода *Phoenicopsis,* встреченные в юрской флоре Ангрена (табл. I—IV). Описанные в статье образцы хранятся в отделе палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) под № 821.

При характеристике строения эпидермы листьев использовались термины, разработанные для листьев чекановскиевых ранее (Самылина, Киричкова, 1991).

Авторы выражают признательность Т. Ф. Абрамовой за помощь в приготовлении препаратов, Г. И. Петровой за изготовление фотографий отпечатков и микрофотографий на световом микроскопе, Л. А. Карцевой и Н. В. Ченцовой за изготовление микрографий кутикул на СЭМ JSM-35.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

Род *Phoenicopsis* Heer

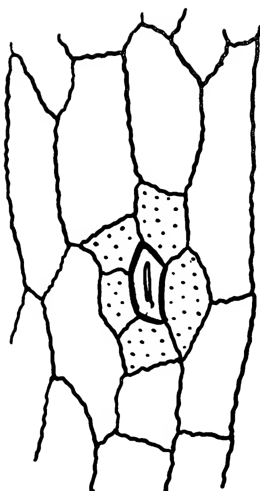
Подрод *Windwardia*

Phoenicopsis angrenica N. Lusina et Samylina sp. nov.
(табл. I, *1—5*; IV, *4, 5*; рис. 1)

Описание. В коллекции имеется неполный пучок листьев. Само основание пучка не сохранилось, в пучке было 4—5 листьев. Листья узкие, около 3 мм шир. и более 5 мм дл. На ширину листа приходится 4—5 жилок.

Листья амфистоматные. Строение верхней и нижней эпидерм различное. Нижняя эпидерма состоит из чередующихся устьичных и безустьичных полос.

Рис. 1. *Phoenicopsis angrenica.*
Устьичный комплекс, ×400. Обр. 821/1 (голотип).



На ширину листа приходится 4—6 устьичных полос. В пределах полосы устьица нередко образуют прерывистые ряды. На ширину устьичных полос приходится 4—6 устьиц. Побочные клетки по степени кутинизации мало отличаются от основных клеток эпидермы. Устьичные комплексы как широкие, так и узкие, с изломанным несимметричным контуром. Вход в устьичную ямку оконтурен кутикулярным валиком. Размеры устьичных комплексов 30—40 × 60—70 мкм. Основные клетки устьичных полос короткие, четырех- и многоугольные, или широкие формы удлиненных клеток, встречаются сплюснутые клетки. Безустьичные полосы состоят из 10—18 рядов узких косо- и прямоугольных удлиненных клеток, иногда встречаются очень длинные клетки (ширина/длина = 1/20). На верхней поверхности листа устьица образуют прерывистые ряды или полосы. Жилкование четко не выражено. Стенки основных клеток эпидермы слабо-извилистые, углы клеток часто острые. Основные клетки эпидермы не имеют трихомных образований.

Голотип. БИН РАН, колл. 821, обр. 1, Узбекистан, Ангрен, ангренская свита, средняя юра.

Замечания. По ширине листьев данный вид относится к группе *P. angustifolia.* По строению эпидермы он близок к *P. rudinervis* (Владимирович, 1968; см. также: Самылина, 1972, табл. XI, *1—3*), но отличается от него слабо выраженной полосчатостью верхней эпидермы и отсутствием папилл на побочных клетках.

Местонахождение. См. голотип, обр. 821/1.

Phoenicopsis densistomatica N. Lusina et Samylina sp. nov.
(табл. II, *1—5*; IV, *6, 7*; рис. 2)

Описание. В коллекции имеются образцы породы, в которой заключены многочисленные остатки листьев. Листья 3—5 мм шир., их полная длина неизвестна, наиболее крупные обрывки 3 см дл. Жилки тонкие. На ширину листа приходится 6—8 жилок.

Листья амфистоматные. Строение верхней и нижней эпидерм различное. Нижняя эпидерма состоит из чередующихся устьичных и безустьичных полос. Количество устьичных полос варьирует от 4 до 10 в зависимости от ширины листа. Устьица имеют тенденцию к образованию нечетких прерывистых рядов. На ширину устьичных полос приходится 5—9 устьиц. В пределах полосы устьица располагаются часто, встречаются смежные как горизонтальные, так и вертикальные устьичные комплексы. Побочные клетки устьиц сильно отличаются от основных клеток эпидермы большей степенью кутинизации. Полярные побочные клетки обычно короткие, нередко почти изодиаметрические. Устьичные комплексы широкие, с почти плавным контуром. Вход в устьичную ямку оконтурен кутикулярным валиком. Размеры устьичных комплексов 40—50 × 50—60 мкм. Основные клетки в устьичных полосах короткие, четырех- и многоугольные, встречаются цепочки почти изодиаметрических клеток, а также сплюснутые клетки. Безустьичные полосы состоят из 10—20 рядов узких косоугольных удлиненных клеток. На верхней эпидерме устьица одиночные или собраны в прерывистые, иногда сближенные ряды. Жилкование не выражено. Стенки основных клеток эпидермы местами сла-

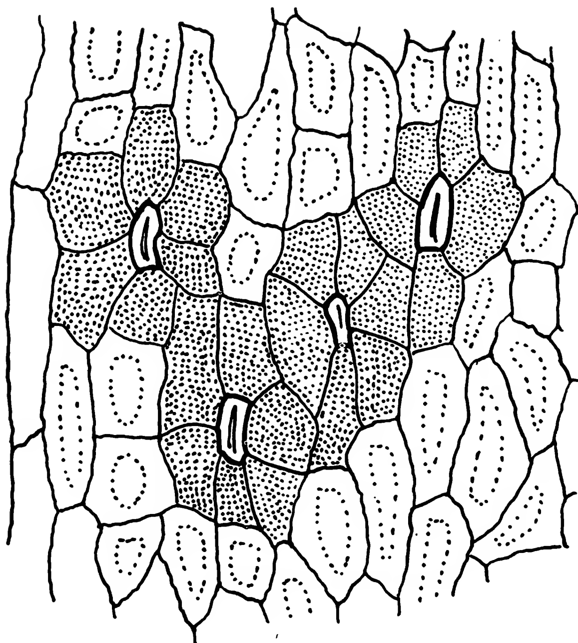


Рис. 2. *Phoenicopsis densistomatica.*
Смежные устьичные комплексы, ×400. Обр. 821/4 (голотип).

боизвилистые. Углы основных клеток эпидермы обычно закругленные, реже — заостренные. Трихомные образования основных клеток эпидермы в виде кутикулярных валиков с нечеткими контурами.

Голотип. БИН РАН, колл. 821, обр. 4, Узбекистан, Ангрен, ангренская свита, средняя юра.

Замечания. По ширине листьев данный вид относится к группе *P. angustifolia.* Характерными особенностями эпидермального строения листьев этого вида являются большая частота устьиц в устьичной полосе, обилие смежных устьичных комплексов и наличие слабой извилистости стенок клеток эпидермы. Этими особенностями эпидермального строения листьев он резко отличается от всех ранее известных видов рода *Phoenicopsis.* По строению эпидермы данный вид близок к *P. angrenica* (описание см. выше), но отличается от него большей частотой устьиц в устьичных полосах, наличием кутикулярных валиков на основных клетках эпидермы и более сильной степенью кутинизации побочных клеток устьиц по сравнению с таковой основных клеток эпидермы.

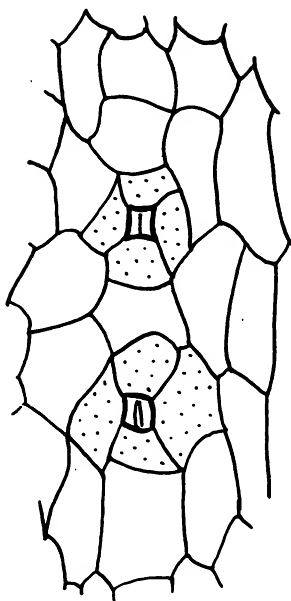
Местонахождение. См. голотип, обр. 821/4, 5; из 2 прослоев.

Phoenicopsis gomolitzkyi N. Lusina et Samylina sp. nov.
(табл. III, *1—6*; IV, *1—3*; рис. 3)

Описание. В коллекции имеются многочисленные остатки листьев, устилающие плоскость наслоения. Листья 2—4 мм шир., полная длина неизвестна. Верхушка мелкозубчатая (табл. III, *2*). На ширину листа приходится 4—5 жилок.

Листья амфистоматные. Строение верхней и нижней эпидерм различное. Нижняя эпидерма состоит из чередующихся устьичных и безустьичных полос. На ширину листа приходится 4—5 полос. В пределах полосы устьица собраны в ряды, не всегда четко выраженные. Ширина срединных и краевых устьичных

Рис. 3. *Phoenicopsis gomolitzkyi.*
Устьичные комплексы, ×400. Обр. 821/2 (голотип).



полос различная. На ширину краевых устьичных полос приходится 3—4 устьица, на ширину срединных — 4—6 устьиц. Побочные клетки устьиц по степени кутинизации мало отличаются от основных клеток эпидермы. Устьичные комплексы широкие, иногда почти изодиаметрические, с несимметричным, почти плавным контуром. Вход в устьичную ямку оконтурен кутикулярным валиком. Размеры устьичных комплексов 30—50 × 50—70 мкм. Клетки устьичной полосы короткие, более или менее изодиаметрические, обычны короткие цепочки сплюснутых клеток. Безустьичные полосы состоят из 10—18 рядов узких косоугольных удлиненных клеток. На верхней эпидерме устьица образуют слабо выраженные полосы, соответствующие устьичным полосам нижней эпидермы, на некоторых участках эпидермы устьица одиночные или отсутствуют. Стенки основных клеток эпидермы ровные, слабовогнутые (выпуклые), углы клеток в устьичных полосах закругленные, в безустьичных — заостренные. Основные клетки эпидермы без трихомных образований.

Голотип. БИН РАН, колл. 821, обр. 2, Узбекистан, Ангрен, ангренская свита, средняя юра.

Замечания. По ширине листьев данный вид относится к группе *P. angustifolia.* Характерным морфологическим признаком является наличие мелкой зубчатости на верхушке листьев. Своеобразной особенностью эпидермального строения листьев этого вида являются широкие, почти округлые устьичные комплексы. Этот признак характерен и для вида *P. orlovskajae* (Самылина, 1972). *P. gomolitzkyi* отличается от *P. orlovskajae* как шириной листьев и количеством устьичных полос на ширину листа, так и отсутствием каких-либо трихомных образований.

Местонахождение. См. голотип, обр. 821/2, 3; из 2 прослоев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Владимирович В. П. Новый юрский феникопсис Казахстана // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Л., 1968. Вып. 2. Ч. 1. С. 80—87.

Генкина Р. З. Ископаемая флора и стратиграфия нижнемезозойских отложений Иссык-Кульской впадины. М., 1966. 148 с.

Гомолицкий Н. П. Применение эпидермального анализа в изучении ископаемых растений Ангрена // Докл. Палеобот. конф. Томск, 1962а. С. 14—17.

Гомолицкий Н. П. Podocarpophyllum — новый род хвойных из юрских угленосных отложений Ангрена в Средней Азии // Бот. журн. 1962б. Т. 47. № 7. С. 1029—1032.

Гомолицкий Н. П. О строении эпидермы *Czekanowskia latifolia* Tur.-Ket. // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 12. С. 1828—1830.

Гомолицкий Н. П., Лобанова А. В. К стратиграфии юрских отложений Ангрена // Сов. геология. 1969. № 9. С. 110—115.

Гомолицкий Н. П. Новые юрские цикадофиты из Ангрена (Узбекская ССР) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 8. С. 1199—1203.

Гомолицкий Н. П., Худайбердыев Р. Х., Юнусов У. К. Материалы к юрской флоре Ангрена // Палеоботаника Узбекистана. Ташкент, 1981. Т. 3. С. 3—70.

Долуденко М. П., Орловская Э. Р. Юрская флора Каратау // Тр. ГИН АН СССР. 1976. Вып. 284. С. 1—262.

Долуденко М. П., Рассказова Е. С. Гинкговые и чекановскиевые Иркутского бассейна // Мезозойские растения (гинкговые и чекановскиевые) Восточной Сибири. М., 1972. С. 7—43.

Орловская Э. Р. Нижнемезозойская флора Восточного Казахстана // Тр. Ин-та геол. наук АН КазССР. 1968. Т. 23. С. 64—75.

Орловская Э. Р. Юрская флора из Илийского угленосного бассейна // Фауна и флора из мезокайнозоя Южного Казахстана. Алма-Ата, 1974. С. 93—107. (Матер. по истории фауны и флоры Казахстана. Т. 6).

Самылина В. А. Систематика рода *Phoenicopsis* // Мезозойские растения (гинкговые и чекановскиевые) Восточной Сибири. М., 1972. С. 44—81.

Самылина В. А. *Grenana* — новый род семенных папоротников из юрских отложений Средней Азии // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 846—850.

Самылина В. А., Киричкова А. И. Род *Czekanowskia* (систематика, история, распространение, значение для стратиграфии). Л., 1991. 139 с.

Сикстель Т. А. Юрская флора каменноугольного месторождения Фан-Ягноб // Тр. Геол. ин-та АН ТаджССР. 1952. Т. 11. С. 1—103.

Сикстель Т. А. Материалы к познанию юрской флоры угольного месторождения Ангрен // Тр. Ин-та геол. наук АН УзССР. 1953. Вып. 7. Сб. 2. С. 41—66.

Туруmанова-Кетова А. Н. Материалы к познанию юрской флоры бассейна оз. Иссык-Куль в Киргизской АССР // Тр. Геол. музея АН СССР. 1931. Т. 8. С. 311—356.

Туруmанова-Кетова А. Н. Материалы к стратиграфии Чак-Пакского каменноугольного района в Южном Казахстане // Тр. ГИН АН СССР. 1936. Вып. 5. С. 85—116.

Heer O. Beitrage zur Jura-Flora Sibiriens und Amurlandes // Flora fossilis arctica. Zurich, 1876. Vol. 4. P. 1—122.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 VI 1994

SUMMARY

Leaf remains found in coal-bearing deposits of Angren (Middle Jurassic) are dominated by the *Czekanowskiopsida.* They refer to two genera: *Czekanowskia* and *Phoenicopsis.* The *Czekanowskia* leaves belong to two morphotypes: narrow-segmented *C.* ex. gr. *rigida* and wide-segmented *C.* ex. gr. *latifolia.* The *Phoenicopsis* leaves belong to narrow-leaved morphotype. The application of cuticular analysis allows to recognize species within each morphotype which have clearly distinct epidermal structure of leaves. Until very recently two species of the genus *Czekanowskia* and one species of the genus *Phoenicopsis* known from Jurassic deposits of Angren, they have been identified by characters of leaf epidermis. As the result of numerous cuticle preparations it is currently established that four species of the genus *Czekanowskia* (*C. australis* Kiritchk. et Samyl., *C. sixteliae* Kiritchk. et Samyl., *C. uzbekistanica* Kiritchk. et Samyl., *Czekanowskia* sp. — new species) and six species of the genus *Phoenicopsis* (*P. asiatica* Samyl., *P. dentata* Pryn., *P. taschkessiensis* Krass. and three new species — *P. angrenica, P. gomolitzkyi, P. densistomatica*) existed in the Angren flora. The key to identify the leaf remains of the *Czekanowskiales* by characters of their epidermal structure is worked out. A description of new species of the genus *Phoenicopsis* is given.

УДК 582.26 : 576.312

Т. В. Седова

ТИПЫ МИТОЗА И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ В РАЗЛИЧНЫХ ОТДЕЛАХ ВОДОРОСЛЕЙ

T. V. SEDOVA. TYPES OF MITOSIS AND REGULARITIES OF THEIR DISTRIBUTION IN DIFFERENT DIVISIONS OF ALGAE

При исследовании митозов у *Chlorophyta* выявлены большое их разнообразие у филогенетически более пластичных форм с чертами прогрессивной организации — вольвоксовых на одноклеточном и улотриксовых на многоклеточном уровнях — и относительная однородность у специализированных хлорококковых, конъюгат и сифоновых. По сравнению с *Chlorophyta* остальные отделы водорослей представляют собой слепые ветви развития. В каждом из них митозы оказались весьма однотипными. Такая закономерность в распределении митозов позволяет допустить существование строго определенного механизма отбора, в частности его стабилизирующей формы.

Характеристика митоза включает в себя много признаков, число которых значительно увеличилось благодаря электронно-микроскопическим исследованиям. Однако традиционные морфологические признаки удалось дополнить современными ультраструктурными пока только у сравнительно небольшой части водорослей, что в значительной степени затрудняет сравнительный анализ митоза. У водорослей митоз отличается большим разнообразием, которое создается за счет неоднозначного поведения ядерной оболочки, ядрышка, хромосом, появления центриолей или иных по организации полярных образований, формирования и разной степени развития перинуклеарной оболочки, особенностей заложения и локализации веретена, формы веретена, организации кинетохоров, расположения хромосом в экваториальной пластинке, степени продольной дифференциации хромосом, продолжительности сохранения межзонального веретена и т. п. Из этого многообразия признаков ключевыми являются поведение ядерной оболочки и присутствие центриолей. На основании этих признаков нами была разработана классификация митозов и выделено 6 типов — закрытые, полузакрытые и открытые митозы, которые в свою очередь могут быть центрическими или ацентрическими (Седова, 1990).

В настоящее время митоз наиболее полно изучен у зеленых водорослей (*Chlorophyta*). Здесь обнаружено 5 типов митоза. (Не найден полузакрытый ацентрический тип, который, возможно, является редким и будет выявлен по мере расширения круга объектов исследования). Все типы центрического митоза оказались сформированными на монадном уровне организации у вольвоксовых водорослей (*Volvocophyceae*), занимающих одну из низших ступеней развития *Chlorophyta*. Поскольку связь центриолей со жгутиковым аппаратом клетки сомнений не вызывает, отсутствие ацентрического митоза у зеленых монад можно считать закономерным. Ацентрические митозы появились у водорослей позднее в связи с утратой ими подвижности. У хлорококковых (*Chlorococcophyceae*) при временной или полной утрате подвижной стадии центриоли еще продолжают формироваться, хотя нерегулярно или в редуцированном виде.

Распределение типов митоза в различных отделах водорослей

Таксоны водорослей	Типы митоза					
	закрытый		полузакрытый		открытый	
	центр.	ацентр.	центр.	ацентр.	центр.	ацентр.
Chlorophyta	+	+	+	—	+	+
Volvocophyceae	+	—	+	—	+	—
Chlorococcophyceae	+	—	+	—	—	—
Ulotrichophyceae	+	+	+	—	+	+
Conjugatophyceae	—	+	—	—	—	+
Siphonophyceae	+	+	—	—	—	—
Euglenophyta	+	—	—	—	—	—
Charophyta	—	—	—	—	+	+
Dinophyta	+	+	—	—	—	—
Cryptophyta	—	—	—	—	+	—
Bacillariophyta	—	—	—	+	—	—
Chrysophyta	+	—	+	+	+	—
Ochromonadales	—	—	+	—	—	—
Chromulinales	—	—	+	—	—	—
Prymnesiales	+	—	—	—	+	—
Pavlovales	—	—	+	—	—	—
Hymenomodales	—	—	—	—	+	—
Pelagococcus	—	—	—	+	—	—
Xanthophyta	+	—	+	—	—	—
Phaeophyta	—	—	+	—	—	—
Rhodophyta	—	—	—	+	—	—

Только на более высоком уровне организации у нитчатых улотриксовых (*Ulotrichophyceae*) в неподвижных вегетативных клетках таллома впервые появляются ацентрические митозы. Крайнего своего выражения эта тенденция достигает у конъюгат (*Conjugatophyceae*), полностью лишенных способности образовывать подвижные клетки. Анализ накопленного в литературе большого фактического материала показывает, что между закрытыми, полузакрытыми и открытыми митозами существуют многочисленные переходные состояния, которые в совокупности составляют непрерывный морфологический ряд. Его начальным членом принято считать (Pickett-Heaps, 1974) закрытый митоз, а конечным — открытый. Вполне очевидно, что разнообразие митозов выходит далеко за рамки 6 типов, а типификация некоторых из них серьезно затруднена.

Распределение типов митоза в различных классах *Chlorophyta* носит достаточно закономерный характер (см. таблицу). У филогенетически более пластичных (с чертами прогрессивной эволюции) вольвоксовых на одноклеточном и улотриксовых на многоклеточном уровнях разнообразие типов митоза оказывается наиболее полным, при этом среди них явно доминируют закрытые и полузакрытые центрические. В специализированных классах хлорококковых, конъюгат и сифоновых митозы относительно однообразны. По всей видимости, различные типы митоза следует рассматривать не как последовательные этапы развития от одного к другому, а как модификации одинакового эукариотического уровня организации ядерного аппарата, причем закрытый митоз у сифоновых водорослей имеет ярко выраженное функциональное значение, поскольку обеспечивает надежную изоляцию геномов, во время деления далеко расходящихся в разные стороны.

В филогенетической системе водорослей отдел *Chlorophyta* занимает центральное положение и представляет собой прогрессивную ветвь развития, дающую начало высшим растениям. По отношению к нему остальные отделы водорослей — слепые ветви развития. Вполне естественно предположить, что если выявленные у *Chlorophyta* закономерности распределения типов митоза

носят более общий характер, то тогда в каждом из остальных отделов водорослей митозы должны быть более однообразными.

При сравнении двух отделов водорослей с зеленой окраской хлоропластов и присутствием хлорофилла b — *Euglenophyta* и *Charophyta* — такое предположение подтверждается.

У эвгленовых все митозы относятся к закрытому типу; только формально их можно считать центрическими, поскольку, хотя ядро близко подходит к базальным телам, центриолями последние не становятся даже функционально. Формирование не только веретена, но и его микротрубочек происходит исключительно внутри ядра, которое на протяжении всего митоза сохраняет целостность своей оболочки. Автономный тип поведения ядрышка, отсутствие типичной экваториальной пластинки, слабая степень спирализации-деспирализации хромосом, своеобразное их положение при расхождении в противоположные стороны, отсутствие между стадиями митоза характерных различий и весьма условные их границы дают основание рассматривать митоз эвгленовых как особую форму закрытого центрического митоза, ранее названного эвгленомитозом (Bělař, 1926). Если принять во внимание другие специфичные черты этих водорослей (клеточный покров в виде пелликулы; особые стрекательные структуры, похожие на трихоцисты динофлагеллат; группировку тилакоидов в пачки по 3, необычную для водорослей с зеленой окраской хлоропласта; запасной продукт в виде парамилона, по химическому составу напоминающий ламинарин бурых водорослей; единственную в своем роде организацию стигмы, представленную глобулами и системой окружающих их мембран; особую многослойную структуру в корешковой системе жгутиков, подобную структуре корешковой системы харовых водорослей, и т. д.), то можно увидеть в их организации сочетание примитивных и специализированных признаков. Это позволяет рассматривать эвгленовые как весьма рано отделившуюся от общего ствола самостоятельную ветвь развития, ограниченную рамками монадной организации.

Митоз у харовых в отличие от митоза у эвгленовых водорослей открытый ацентрический в вегетативных клетках и центрический при образовании подвижных репродуктивных клеток. Сходство с высшими растениями проявляется в пигментном составе, образовании крахмала в качестве запасного продукта, фотосинтезе с участием гликолатоксидазы, цитокинезе посредством фрагмопласта, асимметрии подвижных клеток и т. д. При высокой морфологической и функциональной расчлененности многоклеточного таллома и формировании сложных по организации репродуктивных органов у харовых отсутствует свойственная высшим растениям способность образовывать настоящие корни, листья, стебли. Эти водоросли весьма далеко уходят в своем развитии, но сильно специализируются и становятся боковой ветвью эволюции.

Отделы *Dinophyta, Cryptophyta, Bacillariophyta, Chrysophyta, Xanthophyta* и *Phaeophyta* иногда объединяют на основе сходства пигментного состава (хлорофилл а и с) в один отдел *Chromophyta* (Bourrelly, 1968), хотя родственные связи между ними прослеживаются очень слабо.

Динофитовые водоросли (динофлагеллаты) имеют закрытый митоз, хотя и со своеобразным поведением ядерной оболочки, которая образует туннели внутри ядра, но остается интактной. Этот митоз следует рассматривать в одних случаях (при появлении типичных центриолей) как центрический, в других (с участием полярных образований иной организации, не имеющей ничего общего с центриолями) — как ацентрический.

Необычная морфология ядра и митоза динофлагеллат давно стала предметом пристального внимания исследователей и дала основание для введения специальных терминов «динокарион» и «диномиоз» (Chatton, 1920). В настоящее время целесообразность сохранения этой терминологии подтверждается наличием в ядре спирализованных хромосом, прикрепленных к ядерной обо-

лочке, а также своеобразием митоза. Для него характерны внеядерное веретено (у остальных водорослей оно, хотя часто и закладывается вне ядра, затем перемещается и становится внутриядерным); хромосомы, не претерпевающие циклических преобразований, связанных с периодической спирализацией и деспирализацией; обособленное от хромосом расположение кинетохоров, разделенных ядерной оболочкой; интактное ядрышко, делящееся путем перетяжки; отсутствие типичной экваториальной пластинки и четких границ между стадиями митоза, которые утрачивают свой типичный вид; непрерывный синтез ДНК.

Закрытые центрические митозы динофлагеллат и эвгленовых формально должны быть отнесены к одному типу, но различия между ними в деталях настолько существенны, что приходится говорить о двух разных формах этого митоза.

Ядерный аппарат динофлагеллат обнаруживает черты сходства как с прокариотами, так и с эукариотами и занимает между ними промежуточное положение, что послужило основанием для выделения особого мезокариотического типа организации ядра (Dodge, 1965, 1985; Sigee, 1984). Такое представление о ядре входит в явное противоречие с характером клеточной организации этих водорослей, у которых помимо всех наиболее типичных органелл присутствуют и очень специфичные, например вакуоли особого типа — пузулы, уникальная по организации стигма, дополнительная спиральная структура вокруг жгутика, сложно организованные стрекательные структуры, похожие на трихоцисты, и, наконец, необычный клеточный покров в виде теки. Все это свидетельствует об усложненности, явной специализации клеточных систем. Со временем стали накапливаться факты, которые указывают на вторичный характер упрощения ядерного аппарата у *Dinophyta* в результате утраты части признаков, присущих типичному эукариотическому ядру (Sigee, 1986).

Криптофитовые водоросли, или криптомонады, имеют открытый центрический митоз. При распадении ядерной оболочки незначительная часть ее фрагментов сохраняется до конца деления и одновременно появляется перинуклеарная оболочка. Базальные тела остаются на прежнем месте, при этом они оказываются расположенными вблизи полюсов серповидного веретена и выполняют функции центриолей (около них образуются многочисленные микротрубочки, которые принимают участие в формировании веретена). От них на полюса веретена отходят ризопласты и остаются там до конца митоза. Своеобразие открытых центрических митозов криптомонад обусловлено формой веретена, микротрубочки которого располагаются параллельно друг другу; ризопластами и особыми структурами — нуклеоморфами — на полюсах веретена; компактной хроматиновой массой с коридорами для микротрубочек веретена вместо экваториальной пластинки из морфологически дифференцированных хромосом. Если к этому добавить необычный состав пигментов (присутствие фикобиллина и его локализация не в фикобиллисомах, прикрепленных к тилакоидам, а непосредственно в тилакоидах), своеобразную организацию хлоропласта, присутствие нуклеоморфа с неясными функциями, клеточный покров в виде перипласта, наличие стрекательных структур по типу трихоцист, как правило, отсутствие стигмы, включение в корешковую систему особой структуры — ризостиля, то появляются веские доводы рассматривать криптомонады как рано отделившуюся от основного ствола высоко специализированную, слепую ветвь развития. Процесс эволюции криптомонад подобно эвгленовым и динофлагеллатам не вышел за рамки монадной организации. Вопрос об их месте в филогенетической системе водорослей пока остается открытым.

Диатомовые водоросли по состоянию ядерной оболочки на момент метафазы характеризуются полузакрытым митозом. На полюсах веретена появляются структуры (полярные комплексы), по организации не имеющие ничего общего

с центриолями. Такие митозы следует относить к числу ацентрических. Своеобразие полузакрытого ацентрического митоза диатомовых дополняется внеядерным формированием веретена, которое затем перемещается в ядро и становится внутриядерным, мощным развитием центрального веретена, очень характерным расположением хромосом в метафазной пластинке между внутренней и наружной системами микротрубочек веретена. Следует отметить, что при переходе к мейозу восстанавливается способность клеток диатомовых образовывать типичные центриоли. Это служит косвенным свидетельством существования генетического родства между столь различными морфологически структурами, как центриоли и полярные комплексы диатомей.

Диатомовые, как и хлорококковые в составе зеленых (*Chlorophyta*), представлены преимущественно коккоидными формами, поэтому небезынтересно сопоставить их митозы. В обоих случаях он оказался полузакрытым. У хлорококковых и у диатомовых прослеживается кратковременность подвижных стадий или их отсутствие. Если у хлорококковых наблюдается редукция центриолей или их утрата, то у диатомовых данный процесс этим не ограничивается, а идет дальше и завершается появлением новых, совершенно иных по организации структур. Одновременное присутствие в клетке полярных комплексов и центриолей, по всей видимости, исключается. В связи с последним обстоятельством допускается возможность их взаимозаменяемости, общности происхождения, существования какого-то единого центра, производными которого являются обе эти структуры. В отношении центриолей таковым, по мнению J. Pickett-Heaps (1974), следует считать микротрубочкообразующий центр (МТОЦ).

Хризофитовые, или золотистые, водоросли кариологически изучены сравнительно слабо. Тем не менее к настоящему времени по разнообразию выявленных митозов их можно сравнить только с зелеными водорослями. Пока здесь не обнаружены 2 типа митозов — закрытый ацентрический и открытый ацентрический. Под вопросом остается и полузакрытый ацентрический, поскольку он, во-первых, описан у *Pelagococcus subviridis* (st. CS99 и CS58) — водоросли неясного таксономического положения (Vesk, Jeffrey, 1987), а во-вторых, во время ранних стадий формирования веретена редуцированные центриоли все же появляются, но по завершении этого процесса исчезают, и митоз проходит по сути без них. Факт отсутствия ацентрических митозов пока следует оставить без объяснения до получения данных по митозу у неподвижных форм.

При ознакомлении с классификацией золотистых водорослей обнаруживается неясность положения и объема некоторых таксонов в их составе. В первую очередь это касается примнезиевых, которые первоначально (Pascher, 1910—1911) были включены в один порядок с остальными монадными формами. Позднее (Bourrelly, 1957, 1968) они были выделены в особый порядок *Prymnesiales* и вместе с водорослями порядка *Isochrysidales* — в особый подкласс *Isochrysophycidae* в составе класса *Chrysophyceae*. Наконец, эти водоросли стали рассматривать (Christensen, 1962) в ранге самостоятельного класса *Prymnesiophyceae* (=*Haptophyceae*) или отдела *Prymnesiophyta* (=*Haptophyta*). Насколько такое выделение оправдано, пока трудно сказать, но, несомненно, эти водоросли представляют собой весьма обособленную группу; ее место в составе *Chrysophyta* остается проблематичным, так же как объем и положение таксонов внутри этой группы. В частности, если в отношении состава водорослей порядка *Isochrysidales* разногласий не существует, то порядок *Prymnesiales*, по-видимому, представляет собой сборную группу организмов. В его составе обособленное положение занимают кокколитофориды (сем. *Coccolithophoraceae*), их нередко выделяют в особый порядок *Hymenomodales*. Весьма своеобразными оказываются водоросли рода *Pavlova*, которые предлагается (Cavalier-Smith, 1986; Green et al., 1989) вывести из состава порядка *Prymnesiales* и выделить в

особый порядок *Pavlovales*, одновременно высказывается мысль, что они представляют собой две самостоятельные линии развития.

Если рассматривать хризофитовые как сборную группу организмов, то разнообразие их митозов будет отражать не столько внутреннюю природу этих водорослей, сколько искусственный характер данного таксона. Действительно, дифференцированный анализ митозов разных таксономических групп хризофитовых дает более четкую картину.

Хризофитовые в узком понимании имеют полузакрытый центрический митоз. К его характерным особенностям следует отнести: 1) обязательную локализацию на полюсах веретена ризопласта, который функционирует, как ядерный центр, фокусирующий микротрубочки веретена; 2) разную степень сохранности ядерной оболочки в метафазе вплоть до небольшого участка в зоне экваториальной пластинки, затем полный ее распад к концу митоза; 3) позднее разрушение межзонального веретена, остатки которого обнаруживаются иногда даже после завершения цитокинеза; 4) неизменную локализацию базальных тел (либо очень слабое смещение их), причем в обоих случаях они находятся на одном уровне с полюсами веретена, но в клетку при этом не погружаются и центриолями не становятся, хотя выполняют их функции.

У водорослей порядка *Isochrysidales*, помещаемых в отдел *Haptophyta*, выявлена особая разновидность закрытого центрического митоза, для которого характерны: 1) сохранение ядерной оболочки во фрагментированном состоянии; 2) расположение митохондрий на слабо дифференцированных полюсах веретена; 3) латеральная по отношению к длинной оси веретена локализация базальных тел и лежащих рядом с ними диктиосом. По всей видимости, базальные тела выполняют функции центриолей (во всяком случае именно около них происходит формирование микротрубочек веретена), но ими не становятся.

Для кокколитофорид (порядок *Hymenomodales*) характерен открытый центрический митоз. Его специфика определяется скоплением многочисленных пузырьков на полюсах веретена и латеральным по отношению к ним расположением центриолей, роль которых выполняют базальные тела, продолжительным сохранением (даже после завершения цитокинеза) межзонального веретена, которое к тому же оказывается лежащим сбоку около вновь образовавшихся ядер, поскольку последние после телофазы поворачиваются на 90° по отношению к длинной оси веретена.

У водорослей порядка *Pavlovales* обнаружен полузакрытый центрический митоз. Его особенность состоит в том, что происходит не только формирование полярных отверстий, но и фрагментация оболочки вблизи них. Базальные тела без изменения своего местоположения становятся одновременно и центриолями. Теперь они связаны с микротрубочками серповидного веретена и оказываются лежащими в области полярных отверстий, а латерально по отношению к ним располагаются диктиосомы и направляющийся сюда фиброзный корешок длинного жгутика с прилегающим электронно-плотным веществом. Так же как у кокколитофорид, телофазные ядра поворачиваются на 90° и перемещаются с концов межзонального веретена в центральную часть по обе его стороны.

У собственно примнезиевых (порядок *Prymnesiales*) выявлено 2 типа митозов. Закрытый центрический (*Prymnesium parvum* Carter) сопровождается сильной фрагментацией сохраняющейся ядерной оболочки и локализацией диктиосом на полюсах веретена при латеральном по отношению к ним расположении базальных тел, выполняющих функции центриолей. При открытом центрическом митозе (*Chrysochromulina chiton* Manton) ядерная оболочка полностью растворяется, полюсами веретена становятся митохондрии, а базальные тела остаются лежать на прежнем месте, хотя и исполняют функции центриолей. Таким образом, здесь митоз не столь однотипен, как в предыдущих таксономических группах.

Тем не менее митозы у водорослей отдела *Chrysophyta*, включая примнезиевые, имеют и некоторые черты сходства. Прежде всего их объединяют отсутствие кинетохоров, формирование мелких, слабо дифференцированных хромосом, которые собираются в очень плотную экваториальную пластинку с характерными коридорами для микротрубочек веретена.

У желтозеленых водорослей митозы пока изучены очень слабо. В настоящее время зарегистрированы митозы закрытого и полузакрытого центрических типов.

Для бурых водорослей характерен полузакрытый центрический митоз. Такая монотипность находится в полном соответствии с представлением о целостности, обособленности, четких границах этой таксономической группы.

Наконец, изолированное положение занимают красные водоросли (*Rhodophyta*). Они отличаются своеобразием пигментного состава (хлорофиллы a и d в сочетании с фикобилинами, фикоэритринами и иногда с фикоцианом), характерной окраской хлоропласта (от пурпурной до оливково-зеленой и буроватой), ассимиляцией особого багрянкового крахмала, как правило, сложным морфологическим и анатомическим строением таллома.

Митозы красных водорослей при поразительной однотипности имеют многочисленные различия в деталях. Все они относятся к числу полузакрытых. На полюсах веретена образуются особые комплексы, связанные с формированием его микротрубочек и, по-видимому, выполняющие функции центриолей, но по своим организации и поведению ничего общего с ними не имеющие. Такие митозы по аналогии с митозами диатомовых следует отнести к ацентрическим. Необходимо подчеркнуть, что полярные образования диатомовых и красных водорослей при внешнем сходстве принципиально различаются по внутренней организации, хотя не исключается возможность общности их происхождения и генетического родства с центриолями. В отличие от диатомовых, сохраняющих способность образовывать центриоли и подвижные клетки в течение короткого периода своего жизненного цикла, красные водоросли таких способностей полностью лишены.

Все вышеизложенное суммировано в таблице. Из нее видно, что ранее высказанное предположение о характере распределения митозов у водорослей подтверждается: в прогрессивной линии развития, которую представляют *Chlorophyta*, выявлены почти все типы митоза, а в остальных отделах, рассматриваемых как слепые ветви эволюции, митозы более однотипны или во всяком случае не столь разнообразны.

Обсуждение результатов

Митоз относится к числу универсальных признаков организма, поскольку его существование невозможно без правильного разделения геномов. Подобного рода признаки открывают возможность сравнивать между собой различные организмы и судить об особенностях их эволюции. Поэтому митоз является одним из самых надежных филогенетических индикаторов. Если митоз начинает регрессировать или, наоборот, усложняться и специализироваться, то эта тенденция благодаря существованию системы коррелятивных связей немедленно передается организму, способствует общему понижению или соответственно повышению его организации и определяет направление дальнейшего развития. Без сомнения, митоз должен быть отнесен к числу объединяющих (интегрирующих) факторов в эволюции организмов.

Митоз может быть своеобразным в целом (эвглено- и диномитоз) или в деталях (формирование особых полярных комплексов вместо центриолей у красных и диатомовых водорослей). И в том, и в другом случаях можно одновременно говорить о специфике как самого митоза, так и тех таксонов водорослей, которым он принадлежит. Такая закономерность свидетельствует

о существовании механизма, способствующего консервации биологической системы, обеспечивающего оптимальный уровень ее стабильности при сохранении достаточно высокой лабильности, позволяющей относительно быстро приспособиться к постоянно меняющимся условиям существования. Именно такой механизм лежит в основе стабилизирующей формы отбора. Он поддерживает устоявшиеся строение и функции, обеспечивает приспособляемость и оптимальную жизнеспособность организмов, т. е. такую стабильность, при которой достигается важное сочетание постоянства внешней формы и внутренних процессов с высокой потенциальной пластичностью, способностью быстро адаптироваться к изменениям внешней среды. При стабилизирующем отборе сохраняется среднее значение признаков и выпадают крайние варианты, вырабатывается устойчивое сочетание стабильности с высокой степенью однородности и степень разнообразия как бы сужается.

Действие стабилизирующего отбора достаточно четко проявляется у водорослей, представляющих собой слепые ветви развития, в том числе и в составе *Chlorophyta* (например, у хлорококковых, конъюгат, сифоновых). Эти водоросли широко распространены, весьма многочисленны, хорошо приспособлены к условиям обитания, отличаются высокой живучестью, сбалансированностью своей организации и одновременно сравнительно слабо зависят от случайных изменений внешних факторов и мелких мутаций. Каждая из них в отдельности имеет свои скорость, потенциал и конечный уровень развития, границы биологического усовершенствования одних структур и постоянство других, а следовательно, и свою неповторимость. Поэтому в одних случаях (эвгленовые) закрепляется закрытый центрический митоз, в других (диатомовые) — полузакрытый центрический, в третьих (криптомонады) — открытый центрический, в четвертых (конъюгаты) — открытый ацентрический и т. д.

Со всей очевидностью можно утверждать, что стабилизирующий отбор стал важным фактором эволюционного процесса водорослей, о чем свидетельствует, в частности, четкая закономерность в распределении типов митоза в различных отделах водорослей. В пределах *Chlorophyta* обозначилась прогрессивная линия развития вольвоксовые—улотриксовые. Несомненно, по мере накопления фактического материала и внутри них удастся выявить ключевые систематические группировки, которые будут представлять собой узловые точки эволюции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Седова Т. В. Типы митоза и закономерности их распределения в различных классах зеленых водорослей (*Chlorophyta*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 470—479.

Bělař K. Der Formwechsel der Protistenkerne. Eine vergleichend-morphologische Studie// Ergebn. u. Fortsch. Zool. 1926. S. 235—654.

Bourrelly P. Recherches sur les Chrysophycées // Rev. Algol. Mém. Hors.-Sér. 1957. N 1. P. 1—412.

Bourrelly P. Les algues déau douce // Les algues jaunes et brunes. Paris, 1968. T. 2. P. 438.

Cavalier-Smith T. The kingdom Chromista: origin and systematics // Progr. Phycol. Res. 1986. Vol. 4. P. 309—349.

Chatton E. Les Péridiniens parasites. Morphologie, reproduction, éthologie // Arch. Zool. Exp. Gén. 1920. T. 59. P. 1—475.

Christensen T. Alger Botanik. Copenhagen, 1962. Fasc. II/2. P. 1—178.

Dodge J. D. Chromosome structure in the dinoflagellates and the problem of the mesocaryotic cell // Abstr. Int. congr. protozool. Ser. Excepta Medica. 1965. P. 264—265.

Dodge J. D. The chromosomes of dinoflagellates // Int. Rev. Cytol. 1985. Vol. 94. N 1. P. 5—19.

Green J. C., Hori T., Course P. A. An ultrastructural study of mitosis in *Chrysochromulina chiton* (*Prymnesiophyceae*) // Phycologia. 1989. Vol. 28. N 3. P. 318—330.

Pascher A. Chrysomonaden aus dem Hirschberger // Int. Rev. Hydrobiol. 1910—1911. T. 1. P. 7—66.

Pickett-Heaps J. The evolution of mitosis and the eukaryotic condition // BioSyst. 1974. Vol. 6. N 1. P. 37—48.

Sigee D. C. Structural DNA and genetically active DNA in dinoflagellate chromosomes// BioSyst. 1984. Vol. 16. N 3-4. P. 203—210.

Sigee D. C. The dinoflagellate chromosome // Adv. Bot. Res. 1986. Vol. 12. N 3. P. 205—264.

Vesk M., Jeffrey S. W. Ultrastructure and pigments of two strains of the picoplanktonic alga *Pelagococcus subviridis* (*Chrysophyceae*) // J. Phycol. 1987. Vol. 23. N 2. P. 322—336.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 II 1994

SUMMARY

Mitosis is cosidered to be one of the universal characteristics of the organism and solid indicator of the algal evolution. Six types of mitosis are suggested: closed, semi-closed and open both centric and acentric accordingly. There are certain regularities in the mitosis types distribution among the algal divisions: the diversity of mitosis type is presented more widely in *Chlorophyta*, which are very plastic and are viewed as central phylogenetic stock leading to higher plant; in contrast, other divisions are referred to as the side branches of development and are characterized by the comparatively monotypic mitosis. The similar tendency testifies to the action of stabilizing selection, which became the main factor in algal evolution.

УДК 581.8 : 582.635.3

Т. И. Кравцова, С. Карвахаль

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СТЕНКИ СИКОНИЯ МЕКСИКАНСКИХ ВИДОВ РОДА *FICUS* (*MORACEAE*)

T. I. KRAVTSOVA, S. CARVAJAL. SYCONIUM WALL STRUCTURE IN MEXICAN SPECIES OF THE GENUS *FICUS* (*MORACEAE*)

Изучено строение стенки сикония у 21 вида рода *Ficus* из обоих подродов — *Urostigma* и *Pharmacosycea*, всех секций и рядов. Показано разнообразие признаков анатомического строения сикония, выделено 5 типов его структуры. На основании полученных материалов сделаны рекомендации для систематики рассматриваемых подродов. Прослежены возможные направления эволюции структуры сикония у изученных видов.

Сиконием называется один из наиболее интересных типов соцветий у растений. Оно характерно только для рода *Ficus* и выделяет его из всего порядка *Urticales* (Berg, 1983). Сиконии приспособлены для перекрестного опыления, осуществляемого осами из сем. Agaonidae. Они имеют вид «урны», на внутренних стенках которой расположены цветки; снаружи есть только одно отверстие — «ostiolum» с 2 или 3 кругами наружных чешуй. В определенный момент через это отверстие проникают опылители. Каждый вид фикуса имеет собственного опылителя. Этот крайний случай специализации, называемый «мутуализмом» и послуживший объектом многочисленных исследований, является одним из примеров коэволюции, не имеющим повторения ни у какого другого представителя растительного мира.

После опыления и созревания находящихся внутри мелких плодов сиконии представляют собой плодоподобные соплодия, очень различные по форме, величине, цвету, опушению, толщине и сочности стенок. Эти различия, представляющие собой другую сторону эволюции сикония, имеют большое значение для диссеминации и расселения видов. Например, у мексиканских видов форма сикония может быть шаровидной, грушевидной или сплющенной; их диаметр меняется от 4 до 32 мм, длина — от 3 до 30 мм, цвет может быть зеленый, желтовато-зеленый, розовый, оранжевый, красноватый или темно-коричневый. Большинство сикониев имеют при неполной зрелости мясистые стенки, которые при дозревании одревесневают. Поверхность сухих сикониев либо гладкая, либо морщинистая, этот признак является постоянным у некоторых видов и используется как диагностический. У *Ficus citrifolia* стенки зрелого сикония тонкие, кожистые, как пленка, обтягивают находящиеся внутри плоды. Опушение сикониев является характерным признаком вида, в рассматриваемой группе оно меняется по типу и густоте волосков.

Для определения фикусов Мексики традиционно используются признаки вегетативных органов и внешняя морфология сикониев. С целью поиска новых диагностических признаков и совершенствования системы рода нами предпринято исследование анатомического строения стенки сикония. Нужно отметить, что эти уникальные плодоподобные образования анатомически очень слабо

изучены. В литературе имеются сведения лишь по отдельным видам из разных подродов (Johri, Konar, 1956; Galil et al., 1970; Verkerke, 1986, 1987, 1990; Baijnath, Naicker, 1989). Сравнительно-анатомические исследования не проводились. Наша работа представляет собой первую попытку изучения анатомии сикония в целях систематики фикусов на примере мексиканских видов.

Матерал и методика

Исследовано строение стенки сикония у 22 таксонов (видов и подвидов) рода *Ficus* L. флоры Мексики из подродов *Urostigma* (Gasp.) Miq. и *Pharmacosycea* (Miq.) Miq., всех секций и почти всех рядов (по системе С. Карвахаль, 1994).

Исследованные образцы. *F. albotomentosa* Lundell: Chiapas, J. I. Calzada et S. Avendano, N 3890, Col. Nuevo Amatenengo (XAL); *F. citrifolia* Mill.: Chiapas, Ejido Chicharras, mpio. de Tapachula, E. Ventura, E. Lopez, N 2419 (ENCB, LE); *F. costaricana* (Liebm.) Miq.: Chiapas, 13 km al N de Arriaga, mpio. de Arriaga, D. E. Breedlove, N 30545 (CHAPA, ENCB, MEXU); *F. goldmanii* Standl. subsp. *goldmanii*: Jalisco, 8—9 km de Toliman, mpio. de Toliman, L. Guzman, N 464 (LE, ZEA); *F. insipida* subsp. *radulina* (S. Watson) Carvajal; Jalisco, Sierra de Quila, Rio Grande, mpio. de San Martin Hidalgo, J. J. Guerrero, N 155 (CBUG, LE); *F. insipida* subsp. *segoviae* (Miq.) Carvajal: Veracruz, Orillas del Rio Grande, mpio. de Minatitlan, T. Wendt, N 3523 (CHAPA (2)); *F. isophlebia* Standl.: Chiapas, Paraje Sibanil, mpio. de Tejanapal, D. E. Breedlove, N 7443 (INIF); *F. lapathifolia* (Liebm.) Miq.: Oaxaca, 9 km al Sur del Aserradero La Floresta, mpio. de Matias Romero, T. Wendt, N 3070 (CHAPA (2), LE); *F. lentiginosa* Vahl: Michoacan, 5 km por el camino a Aquila, mpio. de Aquila, B. Guerrero, N 844 (LE (2), XAL (2)); *F. lundellii* Standl.: Oaxaca, Cafetales cerca de Santa Maria, mpio. de Santa Maria Chimalapa, H. Hernandez G., N 108 (CHAPA); *F. maxima* Mill.: Chiapas, Alvaro Obregon, mpio. de Mazatan, E. Ventura, E. Lopez, N 229 (ENCB, LE); *F. microchlamys* Standl.: Michoacan, Puerto de Arymbaro, mpio. de Buetamo, J. C. Soto, N 5562 (MEXU); *F. obtusifolia* Kunth: Jalisco, Arroyo EL Tecolote, mpio. de Casimiro Castillo, L. Guzman, Ramiro Cuevas, N 775 (LE, ZEA); *F. padifolia* Kunth subsp. *padifolia*: Jalisco, Sierra de Quila, mpio. de San Martin Hidalgo, J. J. Guerrero, N 732 (CBUG, LE); *F. palmeri* S. Watson: Baja California Sur, Camino a Los Planes, J. M. Alcocer, s. n. (ENCB); *F. pertusa* L. f.: Queretaro, El Salviar, mpio. de Landa de Matamoros, E. Gonzalez, N 482 (IEB, LE); *F. petenensis* Lundell: Veracruz, Al Sur del Rio Solosuchil, mpio. de Hidalgotitlan, T. Wendt, N 3754 (CHAPA, XAL); *F. rzedowskii* Carvajal: Queretaro, 5 km al Sur Jalpan, mpio. de Jalpan de Ferrer, E. Carranza G., N 1260 (IEB, LE); *F. petiolaris* subsp. *jaliscana* (S. Watson) Carvajal: Jalisco, Barranca de Oblatos, mpio. de Guadalajara, S. Carvajal, N 2133 (CREG); *F. turrialbana* Burger: Veracruz, 2 km al N de Uxpanapa, mpio. de Minatitlan, T. Neudt, N 4100 (CHAPA, LE); *F. velutina* H. et B. ex Willd.: Jalisco, 1 km al NW de Telcnez, mpio. de Cuautitlan, L. Guzman, N 837 (LE, ZEA); *F. yoponensis* Desv.: Veracruz, El Paraiso, mpio. de Tlapacoyan, F. Ventura A., N 19265 (ENCB, LE).

Работа проводилась на гербарном материале. Перед приготовлением срезов сиконии размачивали в смеси глицерин—спирт—вода (1 : 1 : 1), поперечные срезы делали в средней части сикония с помощью ручной бритвы. Окрашивали генциан-виолетом, флороглюцином с серной кислотой, суданом-IV.

Результаты исследования

Стенка сикония у изученных видов варьирует по толщине от 0.15—0.24 (*Ficus rzedowskii*) до 4 мм (*F. yoponensis, F. lapathifolia*), а число составляющих ее слоев — приблизительно от 24—25 (*F. rzedowskii*) до 170—180 (*F. lapathifolia*). У большинства видов она сравнительно тонкая (до 1.2—1.3 мм толщ.), с хорошо развитой склеренхимой; в подроде *Pharmacosycea* она более толстая (2—4 мм толщ.), с широким слоем паренхимы; склеренхима отсутствует либо очень рыхлая и расположена в основном на небольшой части стенки. Виды *F. microchlamys* и *F. obtusifolia* занимают промежуточное положение по толщине стенки сикония (1.3—1.8 мм) и по степени развития паренхимного слоя.

В стенке сикония можно различить следующие ткани (рис. 1, *1—20*; табл. I, *1—3*): 1) наружную и внутреннюю эпидермы, несущие волоски разных типов; 2) колленхиму, образующую более или менее широкий слой ковнутри от эпидермы; у некоторых видов колленхима плохо выражена или отсутствует; 3) механическую ткань, в основном склеренхиму, редко — одревесневшую паренхиму, состоящую из плотно или рыхло расположенных среди паренхимных клеток брахисклереид (реже одревесневших паренхимных клеток), образующих либо 2 круга, разделенных паренхимой, либо хорошо развитый 1 круг — наружный (табл. I, *1, 2*) или внутренний (табл. I, *3*); склеренхима в сиконии может полностью отсутствовать; 4) паренхиму, составляющую в основном либо наружную часть стенки сикония, либо внутреннюю. У видов *F. lapathifolia* и *F. yoponensis* имеется также мелкоклетный субэпидермальный слой. У первого вида в клетках содержатся друзы и хлоропласты, у второго — коричневый пигмент.

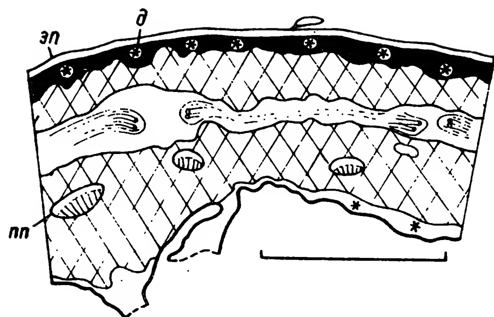
У всех изученных видов в стенке сикония обнаружены друзы, их количество и распределение по тканям различны у разных видов (рис. 1); наибольшее количество друз может быть в паренхиме, особенно в слоях, прилегающих к наружной или внутренней эпидерме, а также вокруг проводящих пучков, в колленхиме или в склеренхиме. Ряд видов (*F. costaricana, F. lentiginosa, F. padifolia* subsp. *padifolia, F. pertusa, F. velutina*) в периферических слоях сикония имеют, кроме друз, кристаллы. *F. turrialbana* выделяется наличием в паренхиме сикония групп клеток с рафидами.

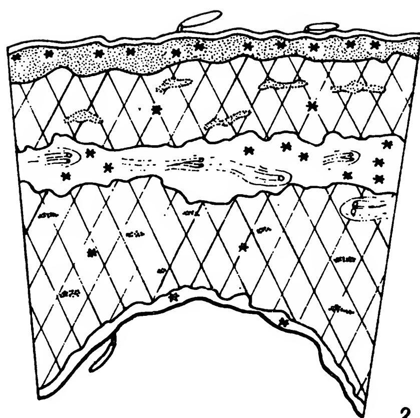
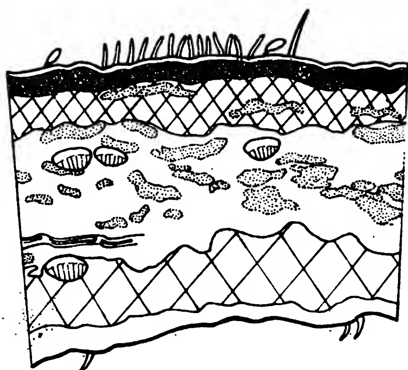
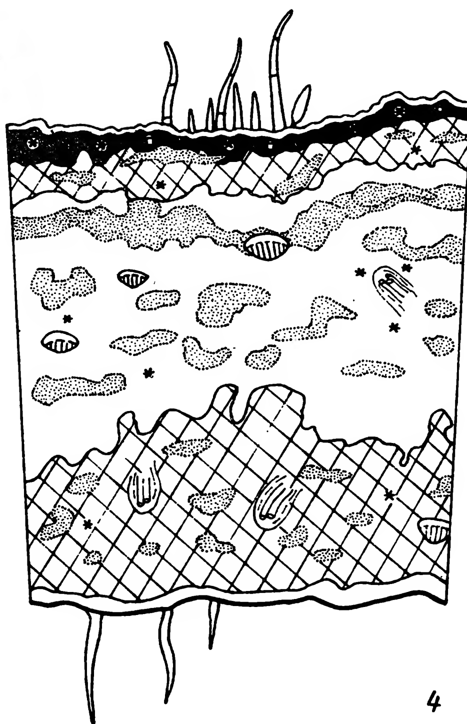
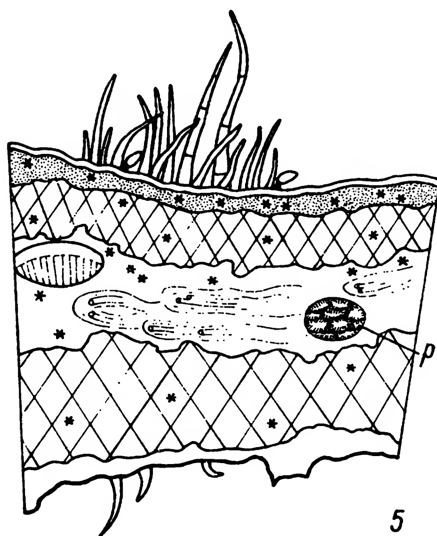
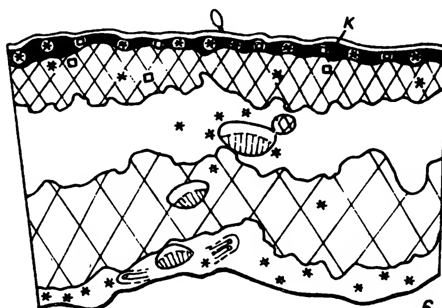
Количество и распределение в стенке сикония клеток, содержащих пигмент (очевидно, производный танинов), различны у разных видов (табл. I; рис. 1). Особенно много пигмента имеется в сиконии у *F. albotomentosa* (рис. 1, *10*), *F. citrofolia* (рис. 1, *16*), *F. goldmanii* subsp. *goldmanii* (рис. 1, *3*), *F. microchlamys* (рис. 1, *9*), *F. obtusifolia* (рис. 1, *11*), *F. padifolia* subsp. *padifolia* (рис. 1, *15*), *F. pertusa* (рис. 1, *14*), *F. velutina* (рис. 1, *4*). Клетки с пигментом располагаются многочисленными тангенциально вытянутыми группами либо в паренхиме, либо по всей толще стенки, пигмент может быть и в полости склереид (*F. velutina, F. isophlebia*). Одиночные клетки, содержащие пигмент, и небольшие их группы встречаются у некоторых видов в периферических слоях сикония — в колленхиме, в наружном круге склереид. По цвету пигмент варьирует от оранжевого до темного красно-коричневого.

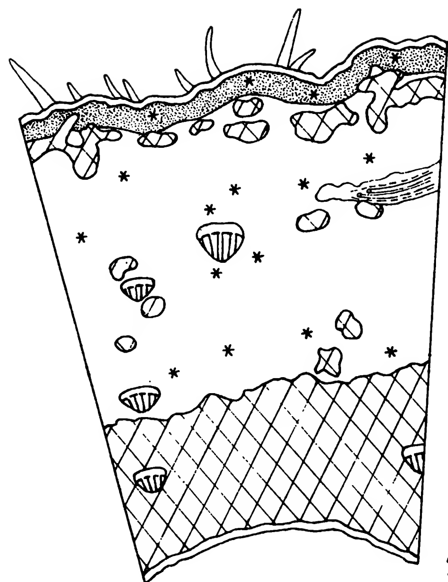
У видов из подрода *Pharmacosycea* в паренхиме сикония обнаружены несегментированные млечники.

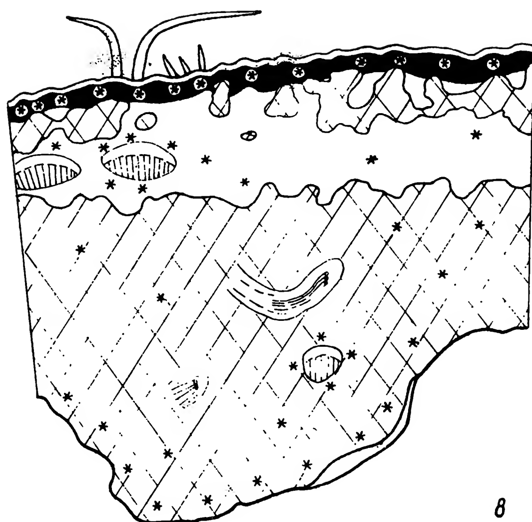
Рис. 1. Анатомическое строение стенки сикония у мексиканских видов рода *Ficus* (показаны фрагменты поперечных срезов).

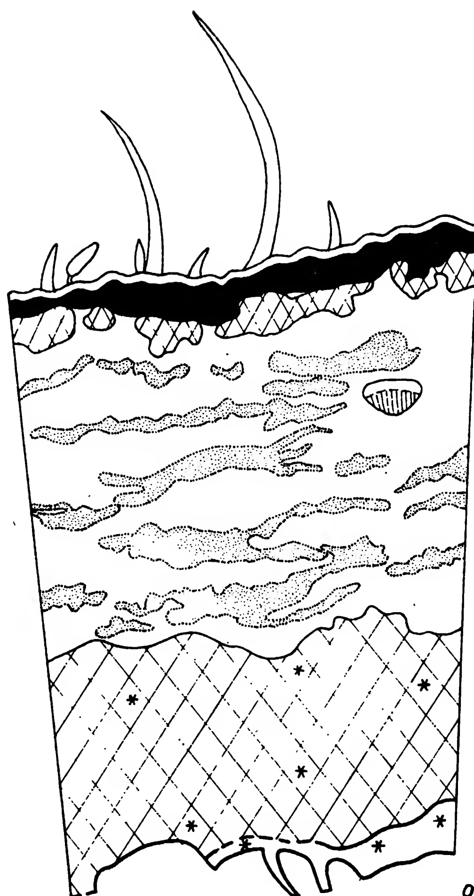
1 — *F. lundellii*; *2* — *F. isophlebia*; *3* — *F. goldmanii* subsp. *goldmanii*; *4* — *F. velutina*; *5* — *F. turrialbana*; *6* — *F. lentiginosa*; *7* — *F. palmeri*; *8* — *F. petiolaris* subsp. *jaliscana*; *9* — *F. microchlamys*; *10* — *F. albotomentosa*; *11* — *F. obtusifolia*; *12* — *F. rzedowskii*; *13* — *F. costaricana*; *14* — *F. pertusa*; *15* — *F. padifolia* subsp. *padifolia*; *16* — *F. citrifolia*; *17* — *F. lapathifolia*; *18* — *F. yoponensis*; *19* — *F. insipida* subsp. *segoviae*; *20* — *F. insipida* subsp. *radulina*. *I* — паренхима, *II* — колленхима, *III* — склеренхима, *IV* — клетки, содержащие пигмент. *д* — друзы, *к* — кристаллы, *пп* — проводящие пучки, *р* — рафиды, *эп* — наружная эпидерма. Масштабная линейка — 0.05 мм.

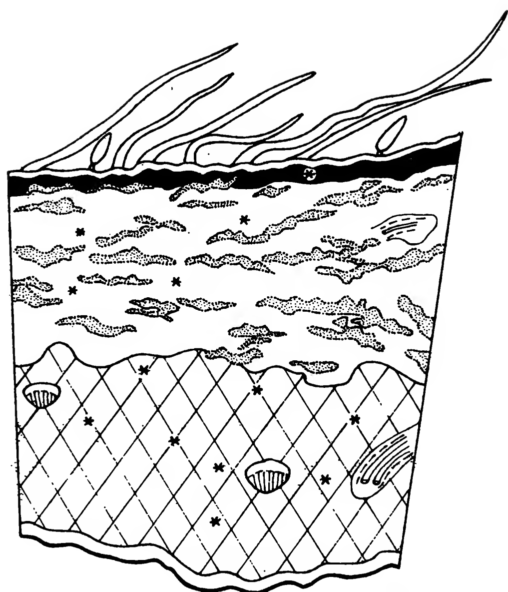

эп
д
пп
1

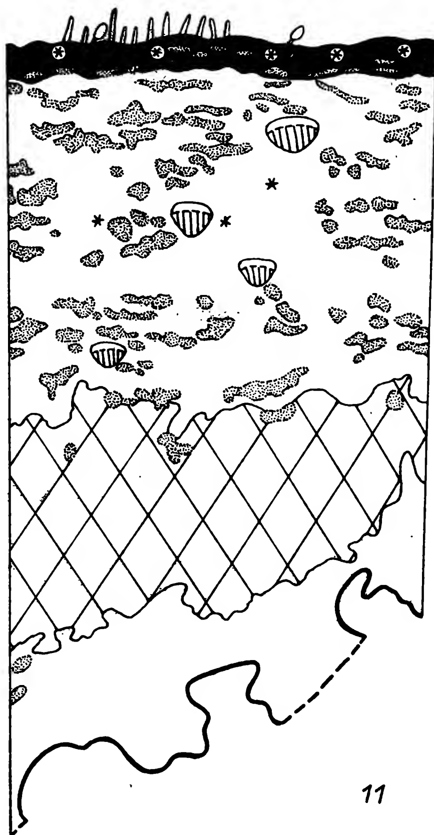
I
II
III
IV

2

3

4

р
5

к
6

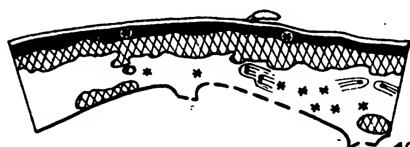

7

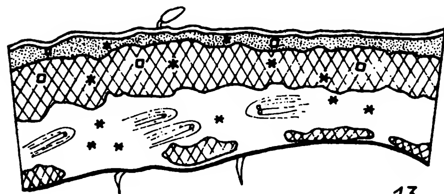

8

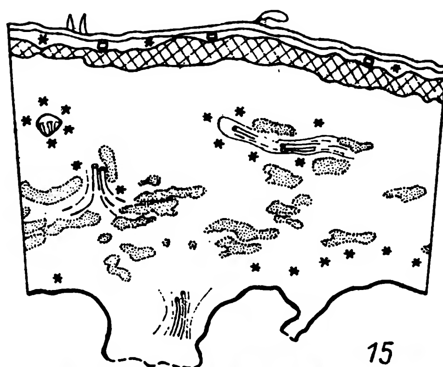

9

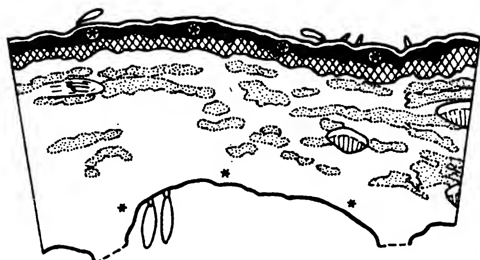

10

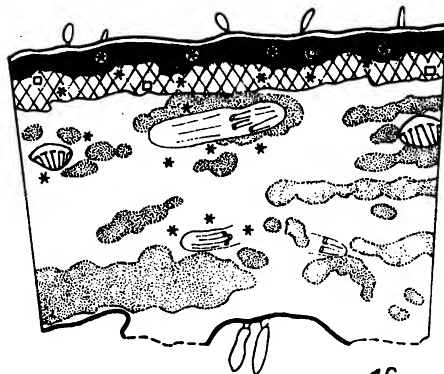

11

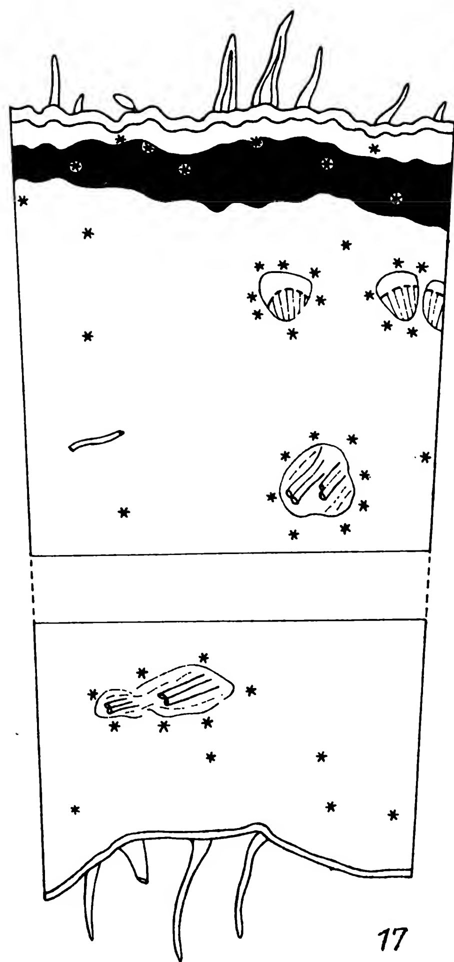

12


13


15


14


16



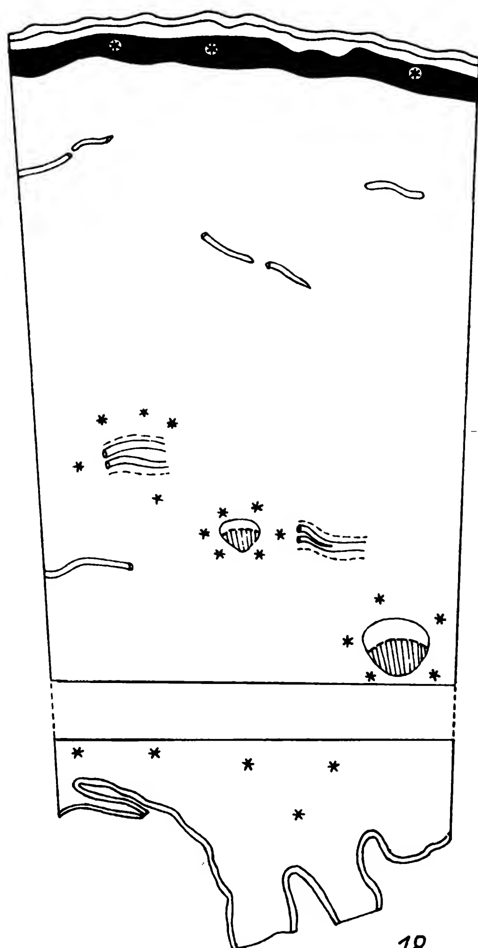


Рис. 1 (*продолжение*).

Поверхность сикониев волнистая либо более или менее ровная. Наружная эпидерма (табл. II, *1—3*) состоит из 1, редко (*F. lapathifolia*, табл. II, *1*) из 1—2 рядов клеток высотой от 10—12 (*F. insipida* subsp. *segovia*) до 18—25 мкм (*F. lapathifolia, F. palmeri, F. turrialbana*); эпидермальные клетки на поперечном срезе от кубовидных и слегка радиально вытянутых до значительно удлиненных в радиальном направлении, как у *F. lapathifolia*; у *F. pertusa* они отличаются большей величиной по сравнению с таковыми у других видов. Наружная тангенциальная стенка клеток эпидермы обычно значительно утолщена (5—8 мкм толщ.), в разной степени выпуклая и со складчатой поверхностью (табл. II, *2*); у некоторых видов (*F. citrifolia*, табл. II, *3*; *F. insipida* subsp. *segoviae, F. lapathifolia, F. lentiginosa, F. padifolia* subsp. *padifolia, F. rzedowskii*) она утолщена слабо (2—3 мкм толщ.), при этом ее поверхность обычно слабоскладчатая. Снаружи клетки эпидермы покрыты кутикулой, более толстой в подроде *Pharmacosycea*; у видов подрода *Urostigma* наружная тангенциальная стенка под кутикулой кутинизирована, причем почти вся, если она сравнительно тонкая, и лишь в верхней части, если она более утолщенная. Радиальные стенки клеток эпидермы либо едва утолщены (например, *F. lapathifolia*, табл. II, *1*), либо имеют значительную толщину, иногда такую же, как у наружной стенки. Полость эпидермальных клеток различна по форме — округлая, округло-прямоугольная, неправильной формы, содержит коричневый пигмент.

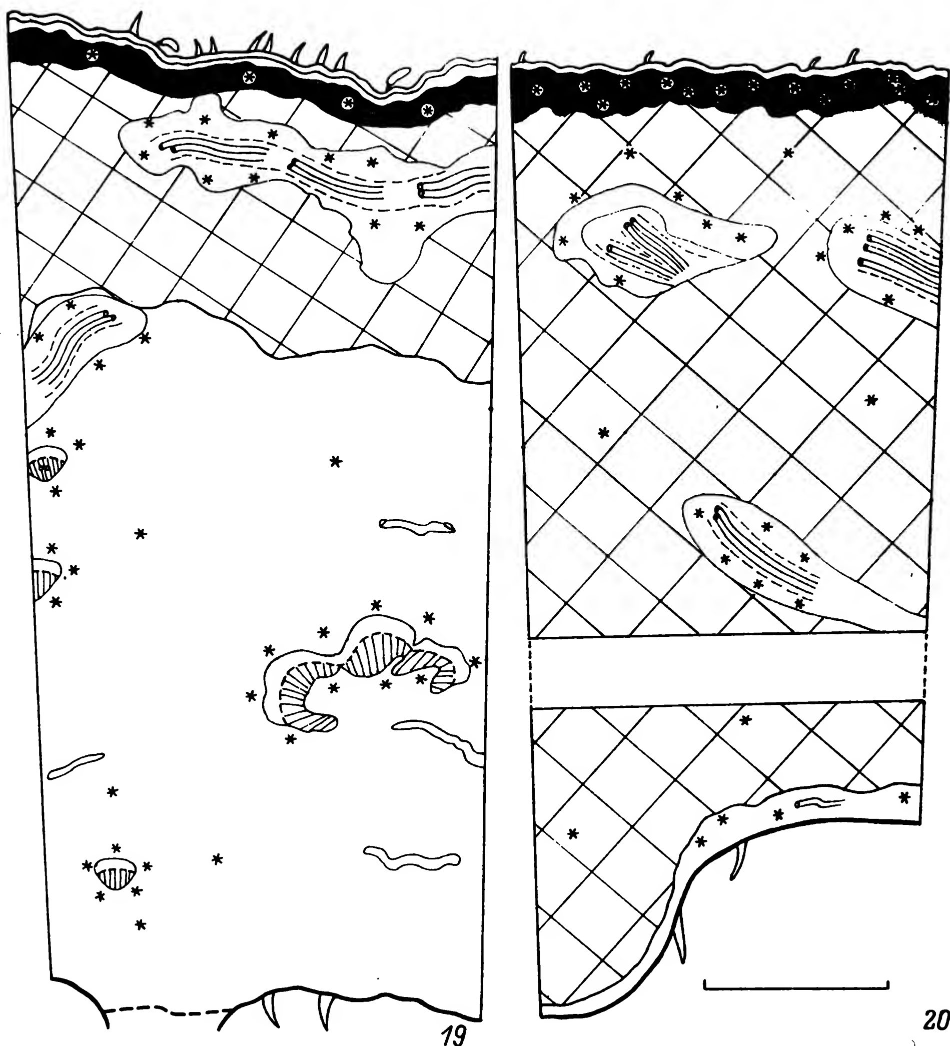


Рис. 1 (*продолжение*).

Число слоев клеток пластинчатой колленхимы варьирует от 2—3 (*F. albotomentosa, F. lentiginosa, F. pertusa, F. rzedowskii*) до 7—9 (*F. insipida* subsp. *segoviae, F. lapathifolia, F. lundellii*), а толщина — от 12—15 (*F. rzedowskii*) до 110—130 мкм (*F. lapathifolia*); наиболее хорошо эта ткань развита у *F. lapathifolia, F. lundellii, F. obtusifolia* (табл. II, *4*), *F. citrifolia* (табл. II, *5*), у некоторых видов она плохо выражена (*F. maxima, F. pertusa, F. petiolaris* subsp. *jaliscana, F. yoponensis* и др.), у ряда видов отсутствует, у *F. padifolia* subsp. *padifolia* и *F. lentiginosa* она заменяется несколькими слоями (1—6) паренхимы, а местами склереиды граничат непосредственно с наружной эпидермой; у *F. costaricana, F. isophlebia, F. turrialbana* эта часть стенки сикония является пигментным слоем: несколько рядов клеток содержат как в полости, так и в оболочках красно-коричневый пигмент.

Для колленхимы в сикониях *F. insipida* subsp. *radulina* характерно очень большое количество кристаллоносных клеток с друзами (большее, чем у других видов).

Склеренхима образована механическими элементами 3 типов: 1) брахисклереидами (табл. II, *5—7*), сравнительно мелкими (10—50 мкм дл.), толстостенными (стенки 8—13 мкм толщ.), различной формы — от округло-полигональных до неправильной, более или менее изодиаметрическими или вытянутыми в тангенциальном направлении; брахисклереиды наиболее обычны в сикониях изученных видов; 2) более крупными склереидами (30—65 мкм дл.) с менее утолщенной оболочкой (5—8 мкм толщ.) и крупной полостью (табл. II, *7*), как бы переходными между брахисклереидами и одревесневшими паренхимными клетками; склереиды этого типа образуют у небольшого числа видов наружный и внутренний круги склеренхимы, у других видов встречаются на границе с паренхимной тканью; 3) крупными (до 80 мкм дл.) одревесневшими паренхимными клетками (табл. II, *8—10*), сравнительно тонкостенными, часто с крупными порами или сетчатым утолщением оболочек; клетки этого типа обнаружены в основном во внутренних слоях стенки сикония, а также на границе паренхимной и склеренхимной тканей.

Поры в оболочках склереид многочисленные, обычно мелкие, у *F. palmeri* от точечных до средней величины; поровые каналы слабо или сильно ветвятся.

Наружный круг склереид имеет толщину от 1—4 (*F. citrifolia* (табл. II, *5*) и близкие виды) до 7—8 клеток (*F. turrialbana*), образован тесно или довольно рыхло расположенными склереидами в основном типа 1, у *F. velutina*, *F. goldmanii* subsp. *goldmanii* и *F. microchlamys* (табл. II, *8*) — типа 2, у видов *F. microchlamys, F. palmeri, F. petiolaris* subsp. *jaliscana* он фрагментарный, прерывистый. Для *F. citrifolia, F. padifolia* subsp. *padifolia* и *F. turrialbana* характерны более или менее изодиаметрические склереиды, для *F. goldmanii* subsp. *goldmanii, F. pertusa, F. petiolaris* subsp. *jaliscana* — в основном вытянутые в тангенциальном направлении. У *F. palmeri* и *F. velutina* преобладают склереиды округлой и овальной форм, у *F. rzedowskii, F. costaricana, F. lundellii* и *F. lentiginosa* склереиды неправильной формы.

Толщина внутреннего круга склереид варьирует от 1—3 (*F. costaricana, F. rzedowskii*) до 16—25 клеток (*F. albotomentosa* и др.); этот слой в основном более широкий, чем наружный, однако у *F. rzedowskii* и *F. costaricana* он едва развитый, прерывистый. У большинства изученных видов внутренний круг механической ткани по всем признакам такой же, как и наружный, или более рыхлый, у *F. lentiginosa* он состоит в отличие от наружного, образованного толстостенными брахисклереидами, из одревесневших паренхимных клеток (табл. II, *10*). У видов *F. goldmanii* subsp. *goldmanii, F. velutina, F. albotomentosa, F. microchlamys* как внутренний, так и наружный слои склеренхимы образованы сравнительно крупными тонкостенными склереидами и одревесневшими паренхимными клетками. Особенностью последних 2 видов являются очень крупные одревесневшие паренхимные клетки на границе паренхимной и склеренхимной тканей.

У *F. lundellii, F. palmeri* и *F. petiolaris* subsp. *jaliscana* склереиды большей частью примыкают непосредственно к клеткам внутренней эпидермы. У большинства же видов они отделены от внутренней эпидермы более или менее узким слоем смятой паренхимы, часто имеющей большое число кристаллоносных клеток с друзами.

Примерно у половины изученных видов среди склереид обнаружены кристаллоносные клетки с друзами, а у 5 видов — также кристаллы. Наиболее многочисленны кристаллоносные клетки с друзами у видов *F. albotomentosa, F. costaricana, F. isophlebia, F. lentiginosa, F. microchlamys, F. turrialbana.*

Внутренняя эпидерма стенки сикония состоит из 1 ряда мелких, в основном уплощенных клеток с щелевидной полостью и утолщенной наружной тангенциальной стенкой. У ряда видов (*Ficus insipida, F. isophlebia, F. lapathifolia, F. lundellii, F. maxima, F. yoponensis*) эпидермальные клетки неуплощенные, содержат в полости коричневый пигмент.

Наружная эпидерма несет разнообразные по строению волоски 3 типов.

1) Волоски простые (табл. III, *1—3*), варьируют по длине от 20 и менее до 430 мкм; различны толщина их стенки (4—10 мкм) и ширина основания (широкое у *F. maxima* (табл. III, *3*) и *F. lapathifolia*).

2) Волоски многоклеточные головчатые (табл. III, *1, 4*), состоят из ножки, обычно не содержащей пигмента, и расширенной части, образованной 2 рядами окрашенных пигментом клеток; число последних сильно варьирует — от 4 до 8, различна также их форма, в связи с чем волоски у одних видов более короткие и округлые (например, у *F. pertusa*), у других более длинные (например, у *F. microchlamys* длина волосков достигает 145 мкм).

3) Волоски многоклеточные линейные (табл. III, *5, 6*), состоят из 3—7 клеток, достигают длины около 900 мкм, у разных видов неодинаковые по длине.

Опушение может быть густым или редким, у *F. yoponensis* оно почти отсутствует; встречаются волоски либо одного типа, либо в разных сочетаниях. Найдены следующие варианты.

1) Волоски только многоклеточные головчатые, редкие или частые: *F. costaricana, F. isophlebia, F. lentiginosa, F. lundellii, F. rzedowskii, F. yoponensis.*

2) Волоски только простые: *F. palmeri, F. insipida* subsp. *radulina, F. petiolaris* subsp. *jaliscana*; у первого вида опушение густое, волоски довольно длинные, у двух других опушение редкое, волоски только короткие (*F. insipida* subsp. *radulina*) или короткие и длинные (*F. petiolaris* subsp. *jaliscana*).

3) Волоски простые и многоклеточные головчатые: *F. citrifolia, F. goldmanii* subsp. *goldmanii, F. insipida* subsp. *segoviae, F. lapathifolia, F. padifolia* subsp. *padifolia, F. pertusa* (при этом простые волоски могут быть либо узкими и короткими, либо с расширенным основанием).

4) Волоски всех 3 типов, опушение густое: *F. albotomentosa, F. microchlamys, F. turrialbana, F. velutina.*

На внутренней эпидерме сикония обнаружены волоски 2 типов — простые и многоклеточные головчатые. Простые волоски значительно варьируют по длине, ширине, толщине стенки, ширине основания. У видов подрода *Pharmacosycea* они в основном редкие, широкие, толстостенные, заостренные, с широким основанием, 70—320 мкм выс. (табл. III, *7*). Головчатые волоски, как предполагают H. Baijnath и S. Naicker (1989), выделяют ароматические вещества, привлекающие опылителей. Только этот тип волосков найден у видов *F. citrifolia, F. isophlebia, F. lentiginosa, F. padifolia* subsp. *padifolia* и *F. pertusa*; наиболее хорошо они сохранились в зрелых сикониях *F. padifolia* subsp. *padifolia* (табл. III, *8*) и *F. citrifolia*, у других же видов они при созревании сикониев, очевидно, разрушаются, как это было выявлено Baijnath и Naicker (1989) у *Ficus ingens.*

По степени развития паренхимной и склеренхимной тканей и распределению склеренхимы можно выделить 5 типов анатомического строения стенки сикония (рис. 1).

1. Стенка сикония тонкая, почти вся образована механической тканью (в основном склеренхимой), плотной либо рыхлой и крупноклетной, прерываемой узким слоем паренхимы, в котором расположены проводящие пучки: *F. lundellii* (рис. 1, *1*), *F. isophlebia* (рис. 1, *2*).

2. Стенка сикония тонкая, с хорошо развитыми наружным и внутренним слоями склереид: *F. goldmanii* subsp. *goldmanii* (рис. 1, *3*), *F. velutina* (рис. 1, *4*), *F. turrialbana* (рис. 1, *5*), *F. lentiginosa* (рис. 1, *6*).

3. Стенка сикония в основном толще, чем у 2 предыдущих типов: паренхима и склеренхима развиты примерно в равной степени; хорошо выражен только внутренний круг склереид. Варианты:

а) наружный круг склереид фрагментарный, прерывистый: *F. palmeri* (рис. 1, *7*), *F. petiolaris* subsp. *jaliscana* (рис. 1, *8*), *F. microchlamys* (рис. 1, *9*);

б) наружный круг склереид отсутствует: *F. albotomentosa* (рис. 1, *10*), *F. obtusifolia* (рис. 1, *11*).

4. Стенка сикония тонкая, в основном с сильно редуцированной склеренхимой; хорошо выражен только ее наружный круг. Варианты:

а) слой паренхимы по толщине не превышает слой склереид, имеются участки внутреннего круга склереид: *F. rzedowskii* (рис. 1, *12*), *F. costaricana* (рис. 1, *13*);

б) паренхима значительно превышает по толщине узкий наружный слой склереид, участки внутреннего круга склереид отсутствуют: *F. pertusa* (рис. 1, *14*), *F. padifolia* subsp. *padifolia* (рис. 1, *15*), *F. citrifolia* (рис. 1, *16*).

5. Стенка сикония толстая (2.5—4.0 мм), большей частью паренхимная, имеются млечники, склереиды либо полностью отсутствуют (*F. lapathifolia* (рис. 1, *17*), *F. yoponensis* (рис. 1, *18*)), либо образуют рыхлый наружный слой: *F. insipida* subsp. *segoviae* (рис. 1, *19*), иногда рассеяны во внутренней части стенки (*F. maxima*) или по всей толщине стенки (*F. insipida* subsp. *radulina*, рис. 1, *20*): виды подрода *Pharmacosycea*.

Обсуждение

Проведенное исследование показало разнообразие анатомического строения сикония у изученных видов, что позволяет использовать этот признак для систематики и диагностики фикусов. Два подрода — *Pharmacosycea* и *Urostigma* — довольно резко различаются по структуре стенки сикония: в первом подроде она толстая, паренхимная, во втором — тонкая, в основном с хорошо выраженной склеренхимой.

В подроде *Pharmacosycea* изученные виды хорошо различаются по строению сикония: особенностями *F. lapathifolia* являются 1—2-слойная эпидерма, состоящая из радиально вытянутых клеток, волнистые очертания поверхности сикония и хорошо развитая колленхима; по характеру опушения этот вид сходен с *F. maxima*, по отсутствию склереид — с *F. yoponensis*. Вид *F. insipida* выделяется наличием склереид либо только в периферической части стенки сикония (*F. insipida* subsp. *segoviae*), либо по всей толщине стенки (*F. insipida* subsp. *radulina*); для второго подвида характерно также наличие кристаллоносного слоя под наружной эпидермой.

В подроде *Urostigma* четкие различия по анатомии сикония между секциями не обнаружены. Однако подсекция 1. *Aureae* хорошо обособлена: для изученных видов *F. lundellii* и *F. isophlebia* характерно почти полное отсутствие паренхимной ткани в стенке сикония (тип строения 1). В пределах остальных групп (подсекция *Citrifoliae* и секция *Azteca* Carvajal et Shabes) преобладают определенные типы строения: для большинства видов *Citrifoliae* характерно развитие в сиконии в основном наружного, довольно узкого круга склереид (тип 4), а для всей секции *Americana* Miq., за исключением *F. albotomentosa*, — отсутствие крупных, в том числе многоклеточных линейных волосков.

Для секции *Azteca* характерны развитие в сиконии 2 кругов склереид — наружного и внутреннего — либо хорошо развитый только внутренний круг (типы 2, 3), а также наличие длинных волосков, простых или многоклеточных. При этом ряд XII (*F. palmeri, F. petiolaris*) хорошо выделяется по признаку плотного расположения внутренних склереид и очень рыхлого — наружных. Виды *F. costaricana, F. microchlamys, F. turrialbana, F. velutina* имеют 3 разных типа строения стенки сикония и, по-видимому, не могут быть объединены в один ряд, как предполагалось нами ранее.

Нужно отметить, что толщина стенки сикония, число слоев склереид, особенности их строения (тип склереид и их форма), характер опушения могут различаться у близких видов и являются, таким образом, хорошими диагностическими признаками.

Кроме явной согласованности различий в структуре сикония с таксономическим родством, есть и некоторые несоответствия. К ним относятся резкие различия в анатомии сикония у близких видов (ряды IX и XIII). Некоторые примеры, по-видимому, требуют дополнительного исследования, когда очень сходное строение сикония наблюдается у отдаленно родственных видов, принадлежащих к разным секциям. Так, строение стенок сикония (тип 4, вариант *a*) и волосков на его поверхности сходно у *F. rzedowskii* (секция *Americana*) и *F. costaricana* (секция *Azteca*). Другой пример: виды *F. albotomentosa*, *F. microchlamys* и *F. velutina* сходны не только по структурным особенностям склереид, но и по характеру опушения сикониев (волоски 3 типов). Однако первый вид относится к секции *Americana*, а два других — к секции *Azteca*.

Диссеминация у мексиканских фикусов изучена слабо. Известно, что сиконии при неполной зрелости мягкие, съедобные, иногда ярко окрашенные (например, у лиан *F. lundellii* и *F. isophlebia*), привлекательны для птиц и млекопитающих (фикусы из подрода *Urostigma* посещаются птицами, а из подрода *Pharmacosycea* — обезьянами и летучими мышами (Ramirez, 1989)).

Baijnath и Naicker (1989) показали на примере *F. ingens* (подрод *Urostigma*), что формирование зародыша, покровов плода и семени происходит на довольно раннем этапе развития сикония, после мужской фазы цветения, поэтому не вполне зрелые сиконии, вероятно, содержат полноценные семена. При окончательном созревании сиконии у многих видов из подрода *Urostigma*, имеющие в стенках хорошо развитую механическую ткань, затвердевают, у видов подсекции *Aureae* происходит полное одревеснение стенки сикония. Мы предполагаем поэтому, что диссеминация у некоторых видов может происходить двояким путем: не совсем зрелые сиконии распространяются животными, а зрелые сиконии, твердые и потемневшие, по-видимому, падают на землю и в дальнейшем разрушаются либо сгнивают.

Полученные результаты позволяют нам сделать предположение относительно возможных направлений эволюционного развития структуры этих необычных соплодий. У мексиканских видов рода *Ficus* можно наблюдать две линии эволюции сикониев (рис. 2).

I. В подроде *Pharmacosycea* стенка сикония сильно утолщается и паренхиматизируется; сиконии крупные, ягодовидные.

II. В подроде *Urostigma* стенка сикония остается тонкой (вероятно, как и у исходного типа) и в большинстве случаев хорошо склерифицирована; сиконии мелкие, твердые.

Очевидно, образование сикониев разного типа (сочных ягодовидных и сравнительно сухих, затвердевающих при полном созревании), которое можно сравнить с образованием сухих и сочных плодов, происходило на ранних этапах эволюции рода. Находящиеся внутри разных типов сикониев мелкие плоды (аналоги семян), по нашим предварительным результатам, существенно различаются по структурным и биологическим особенностям; в отличие от *Pharmacosycea* у *Urostigma* они имеют слизевый слой в перикарпии (Ramirez, 1989) и, очевидно, приспособлены ко вторичной диссеминации.

Сиконии типа 2 мелкие и при полном созревании сухие и твердые, характерные для представителей подрода *Urostigma*, очевидно, не имеют аналогов среди плодов современных цветковых растений: по одним признакам они схожи с коробчатыми плодами, по другим — с ореховидными.

В подроде *Urostigma* можно построить морфологический ряд, показывающий возможные направления изменения структуры сикония у изученных видов (рис. 2, *1—8*). Первичной структурой, на наш взгляд, могла быть почти полностью склеренхимная стенка сикония, характерная для видов подсекции *Aureae*. Далее, по-видимому, в связи с эндозоохорией происходили паренхиматизация стенки и увеличение ее толщины, редукция 1 круга склереид — наружного (рис. 2, *3—5*) или внутреннего (рис. 2, *6—8*), появление

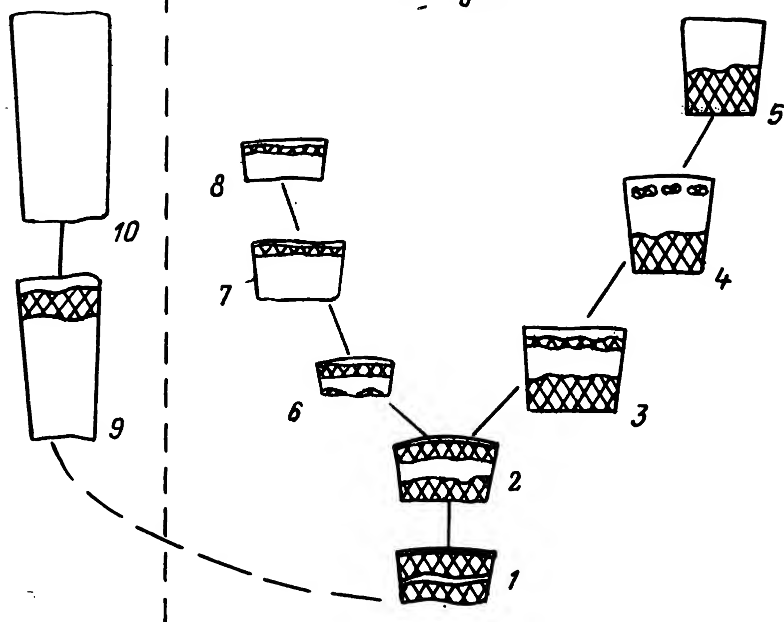


Рис. 2. Возможные направления эволюции сикония у мексиканских видов рода *Ficus*.

1 — *F. lundellii*; *2* — *F. turrialbana*, *F. goldmanii* subsp. *goldmanii*, *F. lentiginosa*; *3* — *F. velutina*; *4* — *F. palmeri*, *F. petiolaris* subsp. *jaliscana*, *F. microchlamys*; *5* — *F. albotomentosa*, *F. obtusifolia*; *6* — *F. costaricana*, *F. rzedowskii*; *7* — *F. padifolia* subsp. *padifolia*, *F. pertusa*; *8* — *F. citrifolia*; *9* — *F. insipida* subsp. *segoviae*; *10* — *F. lapathifolia*, *F. maxima*, *F. yoponensis*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

среди склереид большого числа одревесневших паренхимных клеток. Параллельно с этим увеличивались диаметр сикония и число находящихся внутри плодов. У ряда видов из подсекции *Citrifoliae* наблюдается редукция в сиконии почти всей механической ткани. Обилие в паренхимных и других тканях стенки сикония клеток, содержащих пигмент, характерно для видов с сиконием наиболее подвинутого типа строения, имеющим в основном либо только внутренний, либо наружный круг склереид.

Нужно отметить, что направление изменения структуры сикония, связанное с редукцией внутреннего круга склереид, характерно для секции *Americana*, а направление, при котором наблюдается редукция наружного круга склереид, — для секции *Azteca*; в меньшей степени эта тенденция выражена в секции *Americana*. В рассматриваемом подроде происходит также дифференциация сикониев по цвету, причем их окраска, как оказалось, связана с анатомическим строением стенки сикония: сиконии с 2 кругами склеренхимы в стенке или только с 1 внутренним имеют темную красно-коричневую окраску, сиконии с наружным кругом склереид окрашены в зеленоватые тона, сиконии в подсекции *Aureae* при созревании становятся оранжево-красными.

Авторы благодарят И. А. Грудзинскую за ценные советы, данные при подготовке статьи, и Г. И. Петрову за помощь в изготовлении фотографий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Карвахаль С. Обзор мексиканских видов рода *Ficus* L. (*Moraceae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1994. 20 с.

Baijnath H., Naicker S. Developmental anatomy of *Ficus ingens* syconia in relation to its wasp faunula // Journ. South Afr. Bot. 1989. Vol. 55. N 4. P. 409—421.

Berg C. C. Dispersal and distribution in the *Urticales*: an outline // Sonderbände des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg. 1983. Bd 7. P. 219—229.

Galil J., Dulberger R., Rosen D. The effects of *Sycophaga sycomori* L. on the structure and development of the syconia of *Ficus sycomorus* // New Phytol. 1970. Vol. 69. P. 103—111.

Johri B. M., Konar R. N. The floral morphology and embryology of *Ficus religiosa* Linn. // Phytomorphology. 1956. Vol. 6. N 2. P. 97—111.

Ramirez B. W. Dispersal and colonization of *Ficus* in the New World // Evolution, Systematics, and Fossil History of the *Hamamelidae*. Vol. 2. «Higher» *Hamamelidae*. 1989 / Ed. by P. R. Crane, S. Blackmore. Systematics Association Special. Vol. N 40B. P. 279—284.

Verkerke W. Anatomy of *Ficus ottoniifolia* (*Moraceae*) syconia and its role in the fig-fig wasp symbiosis // Proc. Koninkl. Nederlandse Akad. Wetenschappen. Ser. C. 1986. Vol. 89. N 4. P. 443—469.

Verkerke W. Syconial anatomy of *Ficus asperifolia* (*Moraceae*), a gynodioecious tropical fig // Proc. Koninkl. Nederlandse Akad. Wetenschappen. Ser. C. 1987. Vol. 90. N 4. P. 461—492.

Verkerke W. Fig anatomy and reproductive biology of African *Ficus* species (*Moraceae*) // Proc. Twelth Plenary Meeting of AETFAT (Hamburg, September 4—10, 1988). Hamburg, 1990. P. 427—431.

Ботанический институт
им В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 VI 1994

SUMMARY

The investigation of the syconium wall structure in 21 species of *Ficus* from Mexican flora was undertaken in relation with their systematics. These species belong to the two subgenera (*Urostigma* and *Pharmacosycea*), all sections and series (according to Carvajal, 1994). The following tissues were found in the syconium wall: outer and inner epidermises with different types of hairs, collenchyma, parenchyma and mechanical tissue (mainly sclerenchyma) of two brachysclereids and/or lignified parenchymatous cell rings, sometimes of one — inner or outer rings, the second ring of sclerenchyma may be fragmented. All investigated species contain cells with druses or rarely crystals, in majority of species there are pigmented cells and also laticifers in the subgenus *Pharmacosycea*. Based on the degree of development and distribution of parenchyma and sclerenchyma five types of anatomical structure of syconium wall have been established. These data allowed to distinguish the subgenera *Urostigma* and *Pharmacosycea*. Subsection *Aureae* is remarkable by its woody syconium; in the remaining sections well defined types of anatomical structure prevail, there are also distinctions in the syconium pubescence. In each section the differences are noted at the series level, in the series — at the species level. Possible trends in the evolution are traced of the syconium wall structure traced in the species under study. In connection with endozoochory one can suppose that thickening of the wall, its parenchymatization, and reduction of mechanical elements have occurred.

УДК 582.998«71»

О. В. Ковалев

ОГРАНИЧЕНИЕ ЗАКОНА НЕОБРАТИМОСТИ ЭВОЛЮЦИИ (ЗАКОНА ДОЛЛО) НА ПРИМЕРЕ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ТРИБЫ *AMBROSIEAE* (*ASTERACEAE*)

O. V. KOVALEV. RESTRICTIONS OF DOLLO LAW OF IRREVERSIBILITY OF THE EVOLUTION WITH REFERENCE TO THE ORIGIN OF THE TRIBE *AMBROSIEAE* (*ASTERACEAE*)

Показаны возможные ограничения закона необратимости эволюции (закона Долло) для макротаксонов, находящихся под ценотическим контролем сукцессионной системы; в законе Долло отражена энергетическая выгода стабилизации последовательностей фаз развития. Обоснован новый принцип обратимости эволюции («восстановление плезиоморфного состояния признаков и возврат генерализованных структур»), который заключается в использовании не затронутых специализацией генерализованных блоков генома для освобождения новых адаптивных апоморфий у филогенетически молодых «ювенильных таксонов». При анализе эволюции ювенильных таксонов трибы *Ambrosieae* показана история происхождения и расселения на территории Старого Света *Ambrosia maritima* (один из главных синонимов — *A. psilostachya*). Обоснована необходимость нового термина «турбатор» для адвентивных сорных растений, блокирующих сукцессионные процессы в районах интродукции.

В последние годы все больший энтузиазм ботаников-систематиков вызывают компьютеризованные филогенетические программы (HENNIG-88), разработанные на основе идей немецкого энтомолога W. Hennig (1966). Особое значение в кладистике или «филогенетической систематике» придается критериям полярности признаков — плезиоморфного (исходного, первичного, генерализованного) и апоморфного (продвинутого, вторичного, рецентного). Все критерии полярности работают в конъюнкции с законом о необратимости эволюции, эволюция идет наиболее простым путем, без повторов и обратных ходов, а удельный вес параллелизмов и реверсий невелик, как гласит принцип экономии (парсимонии) (Шаталкин, 1988; Песенко, 1991). Учет реверсий признака делает практически безнадежной задачу поиска предков на уровне кладограммы (Шаталкин, 1988), а симплезиоморфные признаки (сходство по плезиоморфному состоянию), доставшиеся от предков данной группы и не свидетельствующие о непосредственном родстве в ее пределах, для кладизма не имеют значения (Емельянов, Расницын, 1991).

Оказалось, однако, что закон L. Dollo (1893) необратимости эволюции имеет существенные ограничения, а восстановление плезиоморфного состояния или возврат к исходному состоянию признаков генерализованной формы является распространенным правилом эволюции наиболее продвинутых таксонов в конечных ветвях филогенетических рядов (Ковалев, 1994а, б). Эта обнаруженная нами закономерность имела различную трактовку в ботанической литературе.

Разграничение модусов макроэволюции: ценотический контроль («ценофилизация») и макроэволюция «ценофобов» (ювенильных таксонов)

О понятии «примитивный тип гинецея»

А. П. Хохряков (1975 : 126), может быть, в категоричной форме заключил, что «цветок — орган, на котором со времен Линнея строилась вся система цветковых, а со времен Энглера и филогения, как ни странно, не оправдывает возлагаемых на него надежд как на консервативный орган». Совершенно справедливо он говорит о вторичности форм с многочленным апокарпным гинецеем («примитивным» цветком) среди лютиковых, маковых и мальвовых, однолетниках и эфемерах, объясняя, однако, эти явления законом компенсации. Но эти же понятия и примеры не подвергаются сомнению в ведущем энциклопедическом словаре: «наиболее примитивный тип апокарпного гинецея характерен, например, для магнолии, лютика и пиона» (Биологический энциклопедический словарь, 1986 : 135). Подобные представления традиционны, что приводит к существенному смещению понятия «примитивный» таксон. Например, B. Baum (1966), касаясь проблемы происхождения рода *Tamarix*, на основании особенностей гинецея делает заключение, что «индо-туранский центр является убежищем примитивных видов (*T. chinensis, T. ramosissima*)». Это ошибочное суждение косвенно может иметь отрицательное значение при изучении указанных вредоносных сорных видов. В действительности эти 2 эволюционно продвинутых вида тамарисков относятся к филогенетически самым молодым в составе рода, формирование которых происходило в ареале, ограниченном январской изотермой +8 °С (Kovalev, 1995).

Правило Долло в синтетической теории эволюции

Идеологи синтетической теории эволюции довольно жестко придерживаются первоначальной формулировки Долло о невозможности организма вернуться даже частично к предшествующему состоянию. В случаях восстановления отдельных признаков авторы неизменно подчеркивают их незначительный морфологический и эволюционный масштаб. А. Ф. Емельянов (1987) предполагает, что явление обратимости не обсуждается из-за отсутствия рационального (дарвинистского) объяснения.

Я предлагаю (Ковалев, 1994б) разграничивать эволюционные процессы, находящиеся под ценотическим контролем эволюции сукцессионных систем, когда в законе необратимости отражается значимость стабилизации достигнутых состояний, и макроэволюционные процессы, не зависящие от «ценофилизации», когда выход на эволюционную арену «ценофобов» происходит с различными отклонениями в развитии (остановка рекомбинации наследственных признаков, возрастание роли мобильных генетических элементов и пр.).

Сукцессионные системы — основная форма стабилизации последовательностей состояний необратимости эволюции организмов (закона Долло)

Авторы и идеологи синтетической теории отвергают возможность эволюции сообществ: «строго говоря, экологические системы как таковые не эволюционируют» (Мэй, 1981 : 173). Действительно, никакие сообщества, определяемые такими обобщенными терминами, как «экосистемы», «биогеоценозы» и т. п., не могут эволюционировать. Эволюционируют сукцессионные системы как структуры, стабилизирующие сообщества в рамках господствующего ритма климата. Смена сукцессионных систем или чередование серий сукцессий —

это направленная замена одних энергетических модулей сообществ другими в соответствии с изменениями колебаний климата. Эволюционная радиация макротаксона представляет собой канализированный процесс под ценотическим контролем сукцессионной системы с переходом в фазу длительной стабильности вида, например, при генетическом мономорфизме.

Подобные процессы имеют общие принципы формирования последовательностей фазовых переходов от квазиустойчивых состояний начала развития до устойчивых состояний стабильной фазы как на уровне эволюции сообществ, так и на организменном уровне — в эволюции генома. В законе необратимости эволюции отражена энергетическая выгода стабилизации последовательностей фаз развития, гарантируется сохранение достигнутого ароморфного состояния.

Однако такие процессы в сукцессионных системах никогда не приводят к макроэволюционным изменениям, последовательность «микроэволюционные—макроэволюционные процессы» принципиально невозможна. Новые апоморфии ароморфозов не могут получить развитие в жесткой последовательности специализаций «необратимости», фиксированной в блоках генома.

Ювенильные таксоны — основной источник формообразования в макроэволюционных процессах

Только разрушения энергетических модулей сукцессионных систем, регулярно повторяющиеся при колебаниях климата, приводят к реорганизации генома (мобильные генетические элементы и пр.). Новая структура генома при значительном ее отличии от предшествующей представляет собой различные уровни ароморфоза, т. е. новый уровень макротаксона. Его формирование начинается с внедрения в ранние серии сукцессий. При этом как в наземных, так и в океанических системах основная роль в этой экспансии принадлежит нерекомбинирующим формам — высокоплоидным, партеногенетическим, колониальным, апомиктическим расам, у которых размножение идет с нарушением мейоза и копуляции (Гребельный, 1993). Значительная часть флоры цветковых растений состоит из не способных к полноценной популяционной эволюции полиплоидных форм (Соколовская, 1982), и полиплоидия может рассматриваться как верный признак полной остановки или сильного ограничения рекомбинации (Гребельный, 1993).

Для подобных филогенетически молодых таксонов, являющихся основным источником формообразования в макроэволюционном процессе, я предложил термин «ювенильные таксоны» (Ковалев, 1994а, б; Kovalev, 1995). Высокие скорости адаптивных изменений обеспечивают ювенильным таксонам быстрое заполнение экологических ниш при регулярных «пульсациях» серий сукцессионных систем под влиянием климатических колебаний или при экспансиях макротаксонов в разрушенные системы. Это «ценофобы» по отношению к ценотическим структурам. Заполняя начальные серии разрушенных сукцессионных систем нерекомбинирующими формами, ювенильные таксоны способны блокировать сукцессионный процесс.

Очевидно, очень важной особенностью генома ювенильных таксонов являются мобильные генетические элементы, способные включать и выключать расположенные по соседству гены, перемещаться из одних органелл растений в другие, инактивировать структурные гены и изменять генную регуляцию.

И наконец, у ювенильных таксонов может проявляться активность не затронутых специализацией структурных блоков плезиоморфных состояний генома.

Восстановление плезиоморфного состояния признаков и возврат генерализованных структур у ювенильных таксонов

Принцип обратимости эволюции заключается в восстановлении не затронутых специализацией генерализованных блоков генома для освобождения новых адаптивных апоморфий от блокирования остальными структурами, которые связаны с предшествующей адаптивной эволюцией макротаксона. Регуляторные гены, получив старые «чертежи» (Рэфф, Кофмен, 1986) для структурных генов, могут использовать исходные состояния признаков группы. В частности, таким примером может служить апокарпный гинецей у продвинутых таксонов.

Обычные модусы этих эволюционных преобразований связаны с эмбрионизацией первых стадий онтогенеза, редукцией первых фаз онтогенетического цикла.

Модусы эволюции *Asteraceae*

Переход к анализу происхождения трибы *Ambrosieae* следует начать с определения модусов эволюции сем. *Asteraceae* в неогене. Для этой цели может служить «эволюционный сценарий» (Fisher, 1981) как своеобразная система фильтров при определении модусов и стратегий эволюции. Кладисты считают, что составляющие эволюционного сценария (параметры исторического развития организмов, адаптационные процессы, географическая история и др.) «не являются объектом систематики и не влияют непосредственно на таксономические решения» (Песенко, 1991 : 63).

Особенность эволюции сложноцветных связана с биосинтезом сесквитерпеновых лактонов: такого их разнообразия нет в других группах растений. Сесквитерпены — одни из широко распространенных в природе ювеноидов (аналогов ювенильного гормона насекомых) — являются составляющими трех основных биосинтетических путей эволюции химических структур детеррентов — терпеноидного, фенольного и аминокислотного. С эволюцией детеррентов связана эволюция консорций, а эволюция консорций оказывает влияние на эволюцию растений.

Сесквитерпеновые лактоны как ювеноиды даже в пределах близких таксонов растений канализируют эволюцию олигофагов. Для определения возможного круга растений-хозяев американских фитофагов амброзий перед их интродукцией мы использовали виды рода *Xanthium*, происходящего из примитивных амброзий. Ксантанолиды — специфические лактоны дурнишников, отсутствующие у большинства видов амброзий, выступают как ювеноиды для олигофагов амброзий. В экспериментальных условиях возможно принудительное питание специфических фитофагов на не свойственных им кормовых растениях. При принудительном питании гусениц совки Tarachidia candefacta на *X. strumarium* L. у них появляется дополнительный шестой возраст и из них развиваются карликовые бабочки, не способные к копуляции. Реакция имаго амброзиевого листоеда Zygogramma suturalis на ювеноиды в листьях *Iva xanthifolia* (Nutt.) Fresen. проявляется в остановке развития яиц (Ковалев, 1989).

Эволюция консорций олигофагов оказала влияние на эволюционную радиацию родовых группировок сложноцветных.

Триба *Ambrosieae* Cass.

Небольшая триба амброзиевых (*Iva, Euphrosyne, Dicorea, Hymenoclea, Xanthium, Ambrosia*) после ее выделения в 1834 г. A. Cassini многократно

подвергалась классификационным изменениям — от выделения в отдельное сем. *Ambrosiaceae* (Rydberg, 1922) до включения в *Heliantheae* на уровне подтрибы. Последний вариант являлся наиболее устойчивой традицией у систематиков сложноцветных и безоговорочно был принят кладистами (Bremer, 1994; Gustafsson, 1994). В частности, филогения единой трибы *Heliantheae* (s. l.) обосновывается исследованием хлоропластной ДНК (Kim, 1994).

Монофилия *Ambrosieae*

Триба *Heliantheae* s. l. четко определяется по пыльце уже в нижнем и среднем миоцене (Tomb, Elsik, 1994), поэтому оптимальным условием для изменения классификации группы могло быть повышение ранга *Heliantheae* s. l. до уровня надтрибы. Ранг надтрибы широко используется в зоологической систематике и дает возможность дифференцировать эволюционные стратегии в группе на уровнях трибы и подтрибы.

W. Payne (1964) считал, что *Ambrosieae* занимает промежуточное положение между *Heliantheae* и *Anthemideae*, хотя и не является их связующим звеном. Однако данные K.-J. Kim (1994) дают возможность предполагать происхождение амброзиевых от «гелиантоидных» предков или независимое происхождение *Ambrosieae* и *Heliantheae* (s. str.) от общего предка.

Амброзиевые обладают одним из наиболее модифицированных типов соцветий, известных у сложноцветных: удлиненная сережкообразная кисть однополых тычиночных корзинок над пестиковыми корзинками в эволюции анемофилии поразительно сходна с цветками сережкоцветных, например, у *Quercus* (Payne, 1964). Такая конвергенция может быть объяснена как восстановление плезиоморфного состояния структуры соцветия. При этом в качестве новой апоморфии выступают структуры пыльцевых зерен: пыльцевые зерна амброзиевых содержат воздушные камеры, отсутствующие у других *Asteraceae*. Эти особенности обеспечивают хорошую летучесть пыльцы, и увеличение ее количества в воздухе становится все более значительным фактором в загрязнении атмосферы Земли при расселении амброзиевых как источника массовых заболеваний аллергией. Редуцированные участки пор на пыльцевом зерне могут замедлять потерю воды зерном в воздухе.

Следующая особенность монофилии амброзиевых связана с особенностями синтеза сесквитерпеновых лактонов. *Heliantheae* (s. str.) отличаются от амброзиевых не только иным направлением синтеза химических структур, но и необычным местом локализации сесквитерпеновых лактонов в специальных трихомах на поверхности различных органов растений. Кроме различий в составе классов, для лактонов подсолнечниковых характерен более широкий спектр действия на полифагов при их добавлении в пищевой субстрат (Rogers et al., 1987).

В 60—70-е годы выполнена серия обстоятельных исследований, в результате которых обосновано выделение трибы амброзиевых при анализе стратегий морфологической эволюции и особенностей эволюции биосинтеза сесквитерпеновых лактонов (Payne, 1964, 1970, 1976; Mabry, 1970; Higo et al., 1971). К сожалению, результаты этих работ не учитываются в кладистических анализах.

Интерпретация ранга вида амброзиевых различными авторами

Эволюция морфологической структуры оберток семянок амброзиевых способствовала глобальному распространению этой группы растений животными и человеком из первоначально небольшого центра происхождения в Соноре на юго-западе Северной Америки. Например, только для 1 вида *Xanthium strumarium* известно 19 различных видовых наименований, являющихся

синонимами, которые до сих пор фигурируют в литературе (*X. brasilicum* Vell., *X. sibiricum* Patrin ex Widd. и др.). В ботанической литературе для бывшего СССР указывалось до 15 видов, включая предполагаемые адвентивные виды (Протопопова, 1964; Сосудистые растения..., 1992).

В систематике высших растений основные усилия таксономистов направлены на поиски отличий одних растений от других, а не на оценку сходства, как принято в зоологической систематике (Кожевников, 1987). Ботаники различают виды в основном морфологически по фенотипам, а аллеломорфы одного вида могут различаться также по экологическим требованиям (Кожевников, 1987). Эта закономерность наблюдается, например, у аллеломорф *X. strumarium*. Кроме того, обычно не учитываются история происхождения таксона на уровне вида и пути его возможного расселения.

Объем статьи позволяет остановиться лишь на наиболее эволюционно продвинутых ювенильных таксонах амброзиевых, интенсивно расширяющих свой ареал и играющих важную роль в синантропизации нарушенных покровов Земли.

Отклонение от закона необратимости эволюции, сыгравшее важную роль в эволюции соцветий и формировании трибы амброзиевых, — событие редкое и касается только крупных этапов макроэволюции. Однако последующая ценофилизация многолетних форм амброзиевых имела отклонения в формировании ценофобов — однолетних амброзиевых.

Xanthium L.

Происхождение дурнишников из примитивных амброзий подтверждается наличием характерных для рода *Xanthium* лактонов ксантанолидов у кустарникового вида *Ambrosia dumosa* (A. Gray) Payne. Род *Xanthium* состоит только из 2 видов — *X. spinosum* L. и *X. strumarium*. Все остальные виды, описанные в разное время, являются аллеломорфами *X. strumarium*. Распределение лактонов в генетических линиях *X. strumarium* коррелирует с морфологическими структурами аллеломорф. Это известно и для *Ambrosia dumosa*: диплоиды отличаются от полиплоидов как по морфологии, так и по экологическим требованиям и времени цветения. В связи с отсутствием полиплоидов у *Xanthium* (2n = 36) уменьшилась агрессивность этих растений как сорных видов. Экспериментальная гибридизация аллеломорф *X. strumarium* из различных районов мира показала повторяемость признаков определенных морфологических структур: так, плоды F_1 гибридов между chinense и italicum (или cavanillesii) схожи с плодами «pennsylvanicum complex» (McMillan et al., 1976).

Однако *X. strumarium* считается европейским археофитом, его плоды найдены в разрезах средневековых городов, славянских городищ, в поселениях римской эпохи, а пыльца обычна в голоценовых разрезах.

Я высказал предположение (Ковалев, 1989), что единственно возможным мостом, по которому мог переселиться дурнишник в Евразию, была Берингия: колючие плоды дурнишника успешно расселяются животными; например, в наше время это известные засорители шерсти овец. Через Берингию с конца миоцена происходил интенсивный обмен крупными млекопитающими, прежде всего парнокопытными Artiodactyla (Bovidae, Camelidae). Особенно многочисленные в позднетретичное время в Северной Америке верблюдовые появляются в терминальном миоцене в Евразии и затем исчезают на севере американского континента. Путь их в Азию шел через Сонору — родину *X. strumarium*.

Обнаруженный на севере Италии отпечаток плода *Xanthium* (Cavallo et al., 1989) является самой ранней находкой ископаемого дурнишника. Датировка находки совпадает с мессинской регрессией океана, ставшей причиной

возникновения Берингийского континентального моста и последовавших за этим интенсивного обмена млекопитающими между Старым и Новым Светом, а также «расселения рода Paracamelus» (Зубаков, 1990 : 133). Гигантский верблюд достиг в это время территории юга Европы, способствуя расселению плодов дурнишника. Но обмен млекопитающими по Берингийскому мосту продолжался и в четвертичное время. Вот почему акклиматизировавшиеся в Старом Свете популяции дурнищника никогда не были изолированными и его плоды постоянно переселялись животными.

К сожалению, авторы обработки ископаемого *Xanthium* (Cavallo et al., 1989) придерживаются известной трактовки происхождения и состава рода, выполненной F. Widder (1923). Widder признавал валидными описанные в различных районах мира виды *Xanthium*, а *X. strumarium* считал не североамериканским видом, а среднеевропейским, ссылаясь на средневековые находки его плодов в Европе.

Эти устаревшие представления о составе рода возвращены в VII томе «Флоры европейской части СССР» (1994 г.). Автор раздела В. В. Протопопова (1994 : 48) считает, что в этом роде «около 30 видов, распространенных главным образом в Сев. Америке». Но такого обилия видов в роде не наберется, даже если учитывать все новоописания дурнишников из различных районов мира, тем более что в североамериканской ботанической литературе давно уже утвердилось представление только о 2 видах в составе рода.

Вот почему я перевожу виды, приведенные Протопоповой (1994), в синонимы к *X. strumarium*.

Подрод *Xanthium*

Xanthium strumarium L. 1753, Sp. Pl.: 987. — *X. italicum* Moretti, 1822, Giorn. Fis. Chem. Stor. Pavia, 5 : 326. — *X. brasilicum* Vellozo, 1827, Fl. Flumin.: 10, tab. 23. — *X. pensylvanicum* Wallr. 1842, Beitr. Bot. 1 : 236. — *X. cavanillessii* Schouw, 1849, Index Sem. Hort. Haun: 14. — *X. californicum* Greene, 1899, Pittonia, 4 : 62. — *X. palustre* Greene, 1899, Pittonia, 4 : 63. — *X. sibiricum* Patrin ex Widd. 1923, Feddes Repert. Beih. 20 : 32. — *X. albinum* (Widd.) H. Scholz, 1960, Verh. Bot. Ver. Brandenb. 47 : 98. — *X. ripicola* Holub, 1976, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 11 : 83.

Ambrosia L.

Вероятно, эволюция нескольких травянистых видов амброзий начинается с формирования полиплоидного корнеотпрыскового вида, известного в литературе как «*A. psilostachya* DC.» (2n = 72, 108, 144), производного *A. cumanensis* Kunth (2n = 36). «*A. psilostachya*» уже не содержит характерных для *A. cumanensis* сесквитерпеновых лактонов гваянолидов, имеет ряд общих псевдогваянолидов (6) и выделяется синтезом гермакранолидов (Mabry, 1970). Популяции «*A. psilostachya*» с побережья восточного Техаса по структуре лактонов очень близки береговым популяциям *A. cumanensis* из Мексики (Payne, 1976). Однако полиплоидные расы «*A. psilostachya*» становятся источником формирования новых видов на краю ареала, и в частности вида *A. artemisiifolia*. Из 12 псевдогваянолидов 7 являются общими для обоих видов. Известны гибриды этих видов.

Ambrosia maritima L. 1753, Sp. Pl. 2 : 987. — *A. psilostachya* DC. 1836, Prodr. 5 : 536 (non *A. psilostachya* Griseb. 1861). — *A. senegalensis* DC. 1836, Prodr. 5 : 525. — *A. hispida* Torr. 1828, Ann. Lyc. Nat. Hist. N. Y. 2 : 216 (non *A. hispida* Pursh. 1814). — *A. coronopifollia* Torr. et Gray, 1842, Fl. N. Am. 2 : 291. — *A. glandulosa* Scheele, 1849, Linnaea, 22 : 157 (non *A. glandulosa* Rydb. 1922). — *A. lindheimeriana* Scheele, 1849, l. c. 22 : 157. — *A. coronopifolia* var.

asperula Gray, 1857, Bost. Journ. Nat. Hist. 6 : 226. — *A. coronopifolia* var. *gracilis* Gray, 1857, l. c. 6 : 227. — *A. artemisiifolia* var. *jamaicensis* Griseb. 1864, Fl. Brit. W. Ind. Isl. 270. — *A. artemisiifolia* var. *trinitensis* Griseb. 1864, l. c.: 370. — *A. californica* Rydb. 1922, N. Am. Fl. 33 : 20. — *A. psilostachya* var. *asperula* (Gray) Blank. ex Rydb. 1922, l. c. 33 : 19. — *A. psilostachya californica* (Rydb.) Blake, 1925, in I. Tidestrom, Fl. Utah and Nev. 580. — *A. psilostachya* var. *coronopifolia* (Torr. et Gray) Farwell ex Fern. 1950, Gray's Man. Bot. ed. 8: 1470.

Все приводимые синонимы относились ранее к спискам синонимов *A. psilostachya* или *A. artemisiifolia*, поэтому являются новыми для *A. maritima*.

A. maritima — типовой вид рода.

Payne (1966) считал, что *A. maritima* и *A. senegalensis* DC. являются формами *A. artemisiifolia* L., исходя из существования однолетней жизненной формы *A. maritima*. Однако в период описания *A. maritima* и выделения рода C. Linnaeus хорошо отличал этот вид с юга Европы от американских «*A. artemisiifolia*» и «*A. elatior*». На фотографиях линнеевского гербария хорошо виден экземпляр с этикеткой «*A. maritima*», у которого заметен надлом корня от продольного корневища, указывающий на корнеотпрысковую форму многолетнего растения. Это типичный вид «*A. psilostachya*», описанный позже A. De Candolle. Действительно, при интродукции *A. maritima* образует однолетние формы, для которых возможно семенное размножение. Эти формы я наблюдал на юге России. Но, например, в Западной Европе в гербариях встречается преимущественно многолетняя корнеотпрысковая форма, а не однолетняя. Название же *A. maritima* в Парижском музее естественной истории (Laboratoire de Phanérogamie) относится как к многолетней форме (она преобладает!), так и к однолетней, а также к *A. artemisiifolia*. Занесенный из Северной Америки, вероятно, еще в XVII в. вид *A. maritima* широко расселился на юге Европы и позже на побережье Северной Африки. Возможно, в южной Европе однолетняя форма в настоящее время вытесняется, так как в «новых» находках фигурирует синонимическое название *A. maritima* — *A. coronopifolia* Torr. et Gray (Carrefero, 1990). Интересно, что в парижском гербарии есть экземпляр «*A. maritima*», собранный De Candolle в Венеции в 1822 г. и подаренный музею. Это типичная многолетняя форма «*A. psilostachya*», под таким названием De Candolle описывает уже американские образцы. Еще раз De Candolle дает новое название *A. senegalensis* DC. для этого растения на материале из Африки, куда оно было занесено работорговцами из Северной Америки (Ковалев, 1971). В настоящее время однолетняя форма широко расселилась на побережье африканского континента в Северной и Южной Африке, в Восточной и Западной тропических областях. Здесь этот вид имеет прикладное, в частности лекарственное, значение из-за высокого содержания сесквитерпеновых лактонов в плодах.

Все типовые экземпляры *A. maritima, A. psilostachya* и *A. senegalensis* представлены одним видом густо- и жестковолосистых растений с незначительной изменчивостью перисторассеченных листьев, хорошо отличающихся от дважды перисторассеченных листьев *A. artemisiifolia*.

От популярного названия *A. psilostachya* следует отказаться.

A. maritima как ювенильный таксон оказался родоначальником нескольких видов как на севере, так и на юге американского континента. В частности, южноамериканские виды *A. peruviana* Willd. и *A. tenuifolia* Spreng., вероятно, также являются производными от вида *A. maritima*, расселяемого мигрирующими с севера племенами индейцев. Индейцы широко использовали этот вид в лекарственных целях и, вероятно, выращивали.

Ambrosia artemisiifolia L. 1753, Sp. Pl. 2 : 988. — *A. elatior* L. 1753, l. c. 2 : 298. — *A. elata* Salisb. 1796, Prodr.: 175. — *A. simplicifolia* Raeusch. 1797,

Nom. Bot.: 274. — *A. absynthifolia* Michx. 1803, Fl. Bor. Am. 2 : 183. — *A. paniculata* Michx. 1803, l. c. 2 : 183. — *A. heterophylla* Muhl. ex Willd. 1805, Sp. Pl. 4 : 287. — *A. longistylis* Nutt. 1841, Trans. Am. Phil. Soc., N. S. 17 : 344. — *A. media* Rydb. 1910, Bull. Torr. Club. 37 : 127. — *A. elatior* L. var. *artemisiifolia* (L.) Farw. 1913, Rep. Mich. Acad. 15 : 190. — *A. diversifolia* (Piper) Rydb. 1922, N. Am. Fl. 33 : 18. — *A. monophylla* (Walt.) Rydb. 1922, l. c.: 17. — *A. rugelii* Rydb. 1922, l. c.: 19.

Lectotypus (Payne, 1964): Linnaeus 1114-4. LINN («Habitat in Virginia, Pensylvania»).

Полевые исследования фауны членистоногих в ареалах амброзий в США (1988, 1990 гг.) позволили мне предположить (Ковалев, 1989), что вид *A. artemisiifolia* сформировался на юго-востоке Северной Америки. Например, во Флориде сосредоточена наиболее богатая фауна специфических для этого вида насекомых, она уже значительно беднее на юге Джорджии. Вероятно, на периферии ареала прибрежных популяций *A. maritima* происходили сегрегация аллеломорф и формирование диплоида (2n = 36) по берегам пресноводных водоемов. Амброзия полыннолистная — ценофоб, ее доминирование на землях в США прекращается в течение одного-двух сезонов. Но широкое ее распространение началось с распашки земель и преимущественного засорения зерновых культур. Таким образом, обширный ареал *A. artemisiifolia* в США и Канаде сформировался только в нашем столетии.

В современную эпоху именно плоды амброзии полыннолистной поступают с различными грузами с американского континента. Распространяться в Северной Америке этот вид начал, вероятно, в XVIII—XIX вв., а в Европе появился в начале прошлого столетия. C. Linnaeus в 1753 г. при выделении рода дает этому виду два названия — *A. artemisiifolia* и *A. elatior* L. Последнее название является старшим синонимом. Я обнаружил единственную находку *A. artemisiifolia* первой половины прошлого столетия (1846 г.) в Европе, в гербарии Парижского музея естественной истории, и этот вид долгое время определялся как *A. maritima* L.

Однако палинологи неоднократно обнаруживали пыльцу амброзий в археологических разрезах не только в Северной Америке, но и в Старом Свете. В частности, в недавней публикации (Верховская, Есипенко, 1993 : 94) говорится о времени появления *A. artemisiifolia* на юге российского Дальнего Востока: «при палинологическом изучении культурных слоев неолита, бронзового, железного веков и раннего средневековья на юге Приморского края в этих слоях была обнаружена пыльца амброзии». Авторы уверены, что амброзия появилась не позднее середины голоцена, а возможно, и раньше; продолжительное время они отмечают ее заметное участие в растительных сообществах (!), а затем этот вид, по мнению авторов статьи, не исчез, а лишь сократил ареал до небольших очагов и в последние 20—30 лет начал активно осваивать новые территории.

Мне представляется такое заключение палинолога Н. Б. Верховской (Верховская, Есипенко, 1993) опрометчивым, потому что это растение имело небольшой ареал на юго-востоке Северной Америки, что датируется, согласно материалам гербариев, XIX веком. Амброзия полыннолистная достигла тихоокеанского побережья, вероятно, только в первой половине нашего века. Очень важно, что фотопериодика этого короткодневного вида не позволяет ему произрастать севернее 50° с. ш. Поэтому в Евразию он мог быть занесен только в историческое время, так как сформировался на территории, весьма удаленной от Берингийского моста. Кроме того, появление *A. artemisiifolia* на Дальнем Востоке датируется 1965 годом (гербарные материалы БПИ ДВНЦ РАН).

Можно предположить, что в материалах Верховской встречаются как пыльцевые зерна современной амброзии полыннолистной, попавшие в археологические раскопы, так и зерна ископаемого дурнишника.

Ambrosia trifida L. 1753, Sp. Pl. 2 : 988.

Это самое крупное растение трибы, оно имеет необычный для амброзиевых хромосомный набор (2n = 24). Как формировался этот анеуплоид, имевший значительный ареал еще в доисторическую эпоху? Плоды гигантской амброзии обнаруживаются археологами в потайных ямах пещерных укрытий американских индейцев в различных районах США с VI в. до н. э. до XIII в. н. э. Особая забота индейцев об этих плодах могла, по мнению археологов, свидетельствовать об отборе крупноплодных форм. Однако эти предположения были опровергнуты (Payne, Jones, 1962). При этом ботаниками обсуждалась возможность использования в пищу этих несъедобных плодов и сравнивались размеры сохраняемых плодов с плодами естественных популяций. Основная же роль этого растения имеет культовое значение в жизни индейцев. Красный пигмент гигантской амброзии оставляет «кровяные следы», чем вызвано поклонение ей некоторых племен (Payne, 1964, 1970). Очень важно, что при формировании крупных, необычных для рода плодов у растения потеряна способность к синтезу сесквитерпеновых лактонов. Однако известно, что введение в культуру дикорастущих форм рода *Helianthus* приводит к потере синтеза лактонов (Rogers et al., 1987). Вполне вероятно, что *A. trifida* является культиваром и «беженцем» из культуры. Хотя этот вид отнесен к карантинным сорнякам, за несколько столетий его распространения в Европе не отмечена его вредоносность в посевах. Образцы *A. trifida* довольно обычны в гербариях XVIII в. Вероятно, этот вид выращивался как декоративный (образец из «Сада короля Людовика XVI»). На территории бывшего СССР я регулярно посещал единичные устойчивые очаги, распространение которых ограничивалось почвенными условиями. *A. trifida,* вероятно, является производным от *A. maritima*. Известны гибриды *A. trifida* × «*A. psilostachya*». Плоды *A. maritima* широко использовались для медицинских целей различными племенами индейцев (Payne, 1964, 1970), и при незначительной плотности популяций этого растения в природе (Payne, 1964, 1970) можно предположить возможность его выращивания.

Протопопова (1994) приводит для территории бывшего СССР название *A. aptera* DC., являющееся синонимом вида *A. trifida.*

Ценотическая роль адвентивных амброзиевых: блокирование сукцессионных процессов. Необходимость терминологического обозначения адвентиков с устойчивой структурой

Амброзиевые относятся к числу немногих групп адвентивных растений, играющих существенную роль в синантропизации растительного покрова, унификации флоры и растительности Земли при постоянном расширении нарушенного покрова. Как показали наши многолетние исследования (Теоретические основы..., 1989), *Ambrosia artemisiifolia*, формируя плотные очаги на залежах, блокирует сукцессионный процесс.

Отсутствие специфических естественных врагов (насекомых, клещей, грибов) в местах заноса и многообразие синтеза сесквитерпеновых лактонов служат основой устойчивости очагов, занимающих уже миллионы гектаров земли на юге России.

Новая динамическая ситуация, возникшая с возрастанием ценотической роли адвентиков, не нашла отражения в терминологии. Согласно традиционным представлениям школы Раменского, адвентивные амброзиевые должны относиться к эксплерентам — «растениям низкой ценотической мощности, не способным захватывать свободные территории», а в системе типов J. MacLeod—E. Pianka истинные эксплеренты обладают слабой конкурентной способностью (Быков, 1988; Миркин и др., 1989).

Адвентивные сорные растения при блокировании сукцессионного процесса могут в упрощенной форме моделировать эволюционный процесс при конкуренции или при смене сукцессионных систем. На океанических островах заносные растения образуют сукцессионные ряды, блокируя динамику местной растительности и формируя новые сукцессионные системы.

Учитывая все возрастающую ценотическую роль адвентивных растений, я предлагаю новый термин — **турбатор** (англ. **turbator**) [(лат.) I. turbo, inis — нарушитель, II. turbare — нарушать целостность, приводить в беспорядок, повреждать]. **Турбаторы** — адвентивные сорные растения, образующие устойчивые растительные группировки в районах их интродукции на участках с нарушенным растительным покровом и блокирующие сукцессионный процесс на залежах, способные к образованию сомкнутого покрова на поверхности пресноводных водоемов.

Наиболее яркие примеры: *Ambrosia artemisiifolia* L., *Acroptilon repens* (L.) DC., *Carduus nutans* L., *Centaurea diffusa* Lam., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Parthenium hysterophorus* L. (*Asteraceae*); *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. (*Amaranthaceae*); *Myrica faya* Ait. (*Myricaceae*); *Opuntia aurantiaca* Lindl., *O. ficus-indica* (L.) Miller (*Cactaceae*); *Salsola australis* R. Br. (*Chenopodiaceae*); *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laubach (*Pontederiaceae*); *Salvinia molesta* D. S. Mitchell (*Salviniaceae*); *Lantana camara* L. (*Verbenaceae*) и многие другие.

Единственное кардинальное средство подавления вредоносности растений-турбаторов в местах заноса — биологический контроль с помощью интродукции специфических естественных врагов (насекомых, патогенов) с родины растения. Успешная интродукция даже одного вида насекомого может полностью ослабить ценотическую устойчивость турбатора.

Заключение

1. Восстановление плезиоморфного состояния признаков и возврат генерализованных структур «примитивного» гинецея у наиболее продвинутых таксонов связаны с формированием следующей последовательности: остановка рекомбинации наследственных признаков (полиплоидия как форма остановки или ограничения рекомбинации) → мобильные генетические элементы.

Очевидно, что диплоидные формы, преобладающие среди палеоэндемиков, представляют собой наиболее стабильные и консервативные формы генома. «Ценофилизация» таксонов в энергетических модулях сукцессионных систем препятствует реорганизации генома.

2. А. П. Соколовская (1982) считает, что более половины покрытосеменных Земного шара являются полиплоидами, но последние преобладают в географических районах, которые подвержены значительным климатическим изменениям. Жизненные формы полиплоидов, например, в Арктике представлены главным образом травянистыми многолетниками, способными к вегетативному размножению, к апомиксису. Формирование «ювенильных таксонов», являющихся основным источником формообразования, — непременное условие выхода на эволюционную арену новых групп.

3. Эволюция консорций специфических фитофагов является одним из модусов «ценофилизации» ювенильных таксонов в сукцессионных системах. Поэтому миграции ювенильных таксонов могут способствовать изменению скорости видообразования в новых районах расселения при отсутствии контроля специфическими фитофагами.

4. Галлообразующие насекомые и клещи — как наиболее специфические консорты — являются самым надежным индикатором первоначального ареала формирующегося макротаксона. В частности, *Heliantheae* (s. l.), датируемые нижним и средним миоценом в Северной Америке (Tomb, Elsik, 1994), не

встречаются в это время на Дальнем Востоке, судя по данным А. Г. Аблаева с соавт. (1994). Очевидно, появление первых «гелиантоидов» в Евразии связано с формированием Берингийского моста, по которому прежде всего стали переселяться семянки растений, коэволюция которых связана с адаптивным формированием отростков на обертках и расселением их животными. Виды родов *Bidens* и *Xanthium* расселяются наиболее интенсивно. Оба рода имеют специфических фитофагов только на американском континенте.

5. Самые высокие скорости видообразования в новых районах свойственны полиплоидам. В роде *Bidens,* в котором преобладают полиплоиды, описано более 200 видов, а оба диплоида рода *Xanthium* не претерпели существенных изменений при расселении. Полиплоид *Ambrosia maritima* за короткое время формирует новые формы при расселении семянок этого вида человеком.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г., Тащи С. М., Васильев И. В. Миоцен Ханкайской впадины Западного Приморья. Владивосток, 1994. 168 с.

Биологический энциклопедический словарь / Под ред. М. С. Гилярова. М., 1986. 831 с.

Быков Б. А. Экологический словарь. Алма-Ата, 1988. 212 с.

Верховская Н. Б., Есипенко Л. П. О времени появления *Ambrosia artemisiifolia* (*Asteraceae*) на юге российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 94—101.

Гребельный С. Д. Остановка рекомбинации наследственных признаков и связанная с ней экспансия вида // Вид и его продуктивность в ареале. СПб, 1993. С. 10—11. (Матер. VI Совещ.).

Емельянов А. Ф. Филогения цикадовых (Homoptera, Cicadina) по сравнительно-морфологическим данным // Морфологические основы филогении насекомых. Л., 1987. С. 19—109. (Тр. ВЭО. Т. 69).

Емельянов А. Ф., Расницын А. П. Система, филогения, классификация // Природа. 1991. № 7. С. 26—37.

Зубаков В. А. Глобальные климатические события неогена. Л., 1990. 223 с.

Ковалев О. В. Фитофаги амброзий (*Ambrosia* L.) в Северной Америке и их использование в биологической борьбе с этими сорняками в СССР // Зоол. журн. 1971. Т. 50. Вып. 2. С. 199—209.

Ковалев О. В. Расселение адвентивных растений трибы амброзиевых в Евразии и разработка биологической борьбы с сорняками рода *Ambrosia* L. (*Ambrosieae, Asteraceae*) // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л., 1989. С. 7—23. (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 189).

Ковалев О. В. Палеонтологическая история, филогения и система брахиклейстогастроморф и цинипоморф (Hymenoptera, Brachycleistogastromorpha infraordo n., Cynipomorpha infraordo n.) с описанием новых ископаемых и современных семейств, подсемейств и родов // Энтомол. обозр. 1994а. Т. 73. Вып. 2. С. 385—426.

Ковалев О. В. Универсальная модель эволюции биосферы и эволюции сознания // Энтомол. обозр. 1994б. Т. 73. Вып. 4. С. 753—776.

Кожевников Ю. П. Популяционно-генетическая изменчивость видов и ее отражение в систематике растений // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 7. С. 874—886.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.

Мэй Р. М. Эволюция экологических систем. Эволюция. Пер. с англ. М., 1981. 264 с.

Песенко Ю. А. Методологический анализ систематики. II. Филогенетические реконструкции как научные гипотезы // Теоретические аспекты зоогеографии и систематики. Л., 1991. С. 61—155. (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 234).

Протопопова В. В. Новые данные о систематическом составе рода *Xanthium* на Украине // Укр. бот. журн. 1964. Т. 21. № 4. С. 78—84.

Протопопова В. В. Триба *Heliantheae* // Флора европейской части СССР. Т. VII / Отв. ред. и ред. тома Н. Н. Цвелев. СПб, 1994. 317 с.

Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. Пер. с англ. М., 1986. 404 с.

Соколовская А. П. Полиплоидия среди цветковых растений разных ландшафтов СССР. Л., 1982. 126 с. (Тр. Ленинградск. о-ва естествоисп. Т. 75. Вып. 3).

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. СПб, 1992. 428 с.

Теоретические основы биологической борьбы с амброзией / Под ред. О. В. Ковалева, С. А. Белокобыльского. Л., 1989. 235 с. (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 189).

Хохряков А. П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск, 1975. 202 с.

Шаталкин А. И. Биологическая систематика. М., 1988. 184 с.

Baum B. R. A monograph of the genus *Tamarix*. Jerusalem, 1966. 220 p.

Bremer K. Classifications of the *Asteraceae* // *Compositae*. Int. Compositae conf., Roy. Bot. Gard. Kew, 1994. P. 2.

Cavallo O., Gregor H.-J., Knobloch E. Erstnachweis der Gattung *Xanthium* Linne (*Compositae*) im Europäischen Jungtertiär (Messiniano, Italien) // Documenta Naturae. 1989. N 46. P. 1—21.

Carrefero J. L. Addition to the spanish exotic flora // Folia Bot. Misc. 1990. Vol. 7. P. 55—58.

Compositae (systematics biology utilization). Paper and poster abstracts // Int. Compositae conf., Roy. Bot. Gard. Kew, 1994. P. 1—151.

Dollo L. Les lois de l'evolution // Bull. Soc. Belge Géol., Palaéontol., Hydrol. 1893. T. 7. P. 164—166.

Fisher D. C. The role of functional analysis in phylogenetic inference: examples from the history of the Xiphosura // Amer. Zool. 1981. Vol. 21. N 1. P. 47—62.

Gustafsson M. H. G. Sister-group relationships of the *Asteraceae* // *Compositae*. Int. Compositae conf., Roy. Bot. Gard. Kew, 1994. P. 3.

Hennig W. Phylogenetic systematics. Urbana, 1966. 263 p.

Higo A., Hammam Z., Timmermann B. N., Yoshioka H., Lee J., Mabry T. J., Payne W. W. *Compositae*. Sesquiterpene lactones from the genus *Ambrosia* // Phytochemistry. 1971. N 10. P. 2241—2244.

Kim K.-J. Phylogeny of *Heliantheae* (s. l.): combined analyses of molecular and morphological data // *Compositae*. Int. Compositae conf., Roy. Bot. Gard. Kew, 1994. P. 34.

Kovalev O. V., Drobyshev I. V. Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.): history of invasion, rôle in community, and biological control // Proc. VI Meet. Project «Species and its productivity in the distribution area». St. Petersburg, 1993. P. 355—356.

Kovalev O. V. Co-evolution of natural enemies (insects and mites) and the *Tamaricaceae* and prospects for biological control of weedy *Tamarix* species (saltcedars) in the USA // Proc. Zool. Inst. St. Petersburg, 1995. Vol. 259. P. 1—98.

Mabry T. J. Infraspecific variation of sesquiterpene lactones in Ambrosia (*Compositae*): applications to evolutionary problems at the populational level // Phytochemical phylogeny / Ed. by J. B. Harborne. London, 1970. P. 269—300.

McMillan C., Mabry T. J., Chavez P. I. Experimental hybridization of *Xanthium strumarium* (*Compositae*) from Asia and America. 2. Sesquiterpene lactones of F_1 hybrids // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 63. N 3. P. 317—323.

Payne W. W. A re-evaluation of the genus *Ambrosia* (*Compositae*) // J. Arnold Arbor. 1964. N 45. P. 401—438.

Payne W. W. Notes on the ragweeds of South America with the description of two new species: *Ambrosia pannosa* and *A. parvifolia* (*Compositae*) // Brittonia. 1966. Vol. 18. N 1. P. 28—37.

Payne W. W. Preliminary reports on the flora of Wisconsin no. 62. *Compositae* VI. *Compositae* family VI. The genus *Ambrosia* — the ragweeds // Wisconsin Acad. Sci. 1970. N 58. P. 353—371.

Payne W. W. Biochemistry and species problems in *Ambrosia* (*Asteraceae—Ambrosieae*) // Plant Syst. Evol. 1976. N 125. P. 169—178.

Payne W. W., Jones V. H. The taxonomic status and archeological significance of a giant ragweed from prehistoric bluff shelters in the Ozark Plateau region // Michigan Acad. Sci. Arts, and Lett. 1962. Vol. 47. P. 147—163.

Rogers C. E., Gershenzon J., Ohno N., Mabry T. J., Stripanovic R. D., Kreitner G. L. Terpenes of wild sunflowers (*Helianthus*): an effective mechanism against seed predation by larvae of the sunflower moth, Homoeosoma electellum (Lepidoptera : Pyralidae) // Environ. Entomol. 1987. Vol. 16. N 3. P. 586—592.

Rydberg P. A. *Carduales* (*Ambrosiaceae, Carduaceae*) // North American flora. N. Y., 1922. Vol. 33. P. 15—22.

Tomb A. S., Elsik W. C. Fossil *Compositae* pollen in North America. 1. Morphology and a sequence of first occurrences // *Compositae*. Int. Compositae conf., Roy. Bot. Gard. Kew, 1994. P. 10.

Widder F. J. Die Arten der Gattung *Xanthium* // Beitr. zu einer Monogr. Feddes Repert. Beih. 1923. Bd 20. S. 1—221.

Зоологический институт
РАН
Санкт-Петербург

Получено 22 IX 1994

SUMMARY

Possible restrictions of Dollo law of irreversibillity of the evolution by evolutionary radiation of macrotaxa under coenotic control of succession system are shown. The law reflects the energetic advantage of stabilization of sequences of developmental phases. The new principle of reversibility of the evolution, i. e. restoring of the plesiomorphic state of characters and returning of generalized structures, is substantiated. The principle consists in using of generalized parts of genome that are not specialized for releasing new adaptive apomorphies in phylogenetically young, «juvenile taxa». The analysis of evolution of juvenile taxa of tribe *Ambrosieae* has revealed the history of origin and distribution of *Ambrosia maritima* L. in the Old World. This species is an annual form of *A. psilostachya* DC. syn. n. The necessity of introducing the new term «turbators» for adventive weeds blocking successional processes in the regions of introduction is substantiated.

СООБЩЕНИЯ

УДК 561.42

Н. С. Снигиревская

АРХЕОПТЕРИСОВЫЕ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ В ЭВОЛЮЦИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА СУШИ

N. S. SNIGIREVSKAYA. ARCHAEOPTERIDS AND THEIR ROLE IN THE LAND PLANT COVER EVOLUTION

Показан приоритет И. Ф. Шмальгаузена в выделении археоптерисовых как особой группы высших растений, отличающейся от группы настоящих папоротников. Обсуждается значение древесных археоптерисовых в образовании лесных ландшафтов позднего девона. Циркумглобальное распространение археоптерисовых и образованных ими лесных формаций в пределах тропического пояса Земли расценивается как первое проявление фитогеографической зональности, которое обычно связывают с ранним карбоном.

Археоптерисовые как самостоятельная группа *Archaeopteridae*, отличавшаяся от группы настоящих папоротников, были выделены 100 лет назад И. Ф. Шмальгаузеном (Schmalhausen, 1894; Шмальгаузен, 1895). К сожалению, этот факт остался, по-видимому, не известным палеоботаникам, занимающимся систематикой и эволюцией этой важной группы растений, которую многие считают предковой для голосеменных (Beck, 1962, 1981; Мейен, 1987; Beck, White, 1988). Попытки напомнить о приоритете выдающегося российского ученого были предприняты в 80-е годы (Снигиревская, 1982; Тахтаджян, 1986).

Как блестящий необотаник Шмальгаузен, занявшись ископаемыми растениями, произраставшими на территории Южной России (Донецкий Кряж) в девонское время (Schmalhausen, 1894; Шмальгаузен, 1895), сразу в противоположность традиционной трактовке, сохранившейся до сих пор во многих работах, распознал в археоптерисовых новую группу растений, отличавшуюся от папоротников. Он отмечал: «По нашему мнению, род *Archaeopteris* ... образует в системе папоротниковидных особую группу» (Schmalhausen, 1894 : 8, 26). Он, очевидно, рассматривал ее в ранге семейства и называл *Archaeopteridae*. Выделение археоптерисовых из группы папоротников Шмальгаузен обосновывал особенностями внешней морфологии растений, а именно наличием у них радиально-симметричного строения олиственных осей, очередного расположения листьев и отсутствия их спирального закручивания в почкосложении, характерного для настоящих папоротников. Значение сформулированной Шмальгаузеном концепции археоптерисовых как особой группы трудно переоценить. Особенно это стало ясным в наше время, когда эти вымершие растения стали предметом острых дискуссий в связи с проблемой происхождения семенных растений.

Предварительные результаты исследования остатков некоторых археоптерисовых, проведенного мной в классическом местонахождении девонской флоры, описанной Шмальгаузеном (Schmalhausen, 1894; Шмальгаузен, 1895), позволили подтвердить его выводы с помощью анатомических данных (Снигиревская, 1982), которые в определенной мере дополнили более ранние

исследования американских палеоботаников (Carluccio et al., 1966; Beck, 1967, 1971; Scheckler, 1978, и др.).

История изучения археоптерисовых в XX в. связана с важным открытием американского палеоботаника C. Beck (1960a, b), сделанным 35 лет назад, не менее важным по значению, чем, например, открытие семенных папоротников. Он обнаружил, что девонские древесины «голосеменного типа», относимые к роду *Callixylon* (Залесский, 1911), в действительности принадлежат не к кордаитовым (группе древесных голосеменных растений), как предполагалось, а к археоптерисовым. Древесный габитус этих растений, обычно относимых к папоротникам (к сожалению, как уже упоминалось выше, о концепции Шмальгаузена забыли или не знали, хотя его статья была опубликована как на русском, так и немецком языках), многим казался тогда несовместимым с известным у археоптерисовых типом репродуктивной сферы. Однако ныне уже никто не сомневается в идентичности двух знаменитых родов — *Archaeopteris* и *Callixylon*, доказанной Beck.

Показав органическую связь верхнедевонских пикноксилических древесин с калликсилоидной поровостью трахеид (разновидность точечной поровости, при которой округлые окаймленные поры располагаются четко отграниченными по вертикали группами, разделенными крассулами, в разной степени выраженными у различных видов) с олиственными побегами *Archaeopteris*, Beck (1960a, b, 1962) предложил рассматривать археоптерисовые, геологически более древние, чем древесные голосеменные, в качестве их непосредственных предков. Основными чертами, сближающими, по его мнению, эти две обширные группы растений, являются пикноксилическая древесина «голосеменного типа», окруженная флоэмой, и диархные листовые следы (Beck, 1962, 1981; Beck, White, 1988).

Принятая в основном среди палеоботаников, занимающихся вопросами эволюционной морфологии, традиция применять такие выражения, как «древесина голосеменного типа» или «каллитроидная поровость» и пр., при определении ископаемых древесин, с моей точки зрения, нередко вводит в заблуждение исследователей, непосредственно не связанных с анатомией древесин, навязывая идеи о родстве с соответствующими родами или группами неродственных растений. Как правило, вышеназванные выражения возникают на основании знакомства с современными растениями и применяются к ископаемым находкам независимо от степени их родства. Срабатывает инстинкт приоритетного знания, известный и в других областях науки. Подобная терминологическая инверсия, противоречащая логике эволюционного развития (если его признавать), как мне кажется, не может быть инструментом познания. Ее следует исключить из практики описаний растительных фоссилий, особенно в применении к древним растениям, жившим многие десятки и сотни миллионов лет назад. Было бы более логично, хотя в равной степени опасно, применять в качестве эпитетов для того или иного типа анатомических и морфологических признаков названия более древних таксонов, у которых эти признаки встречаются впервые в истории растительного мира. Например, можно было бы применить термин «схизоподиоидная» поровость (т. е. точечная поровость с третичными спиральными утолщениями, описанная T. Harris (1929), у рода *Schizopodium* из верхнего девона Австралии) ко всем более молодым (по времени появления в геологической истории Земли) древесинам сходного строения. Несмотря на привычку, необходимо осуществить ревизию терминологии, применяемой при описании ископаемых древесин хвойных. Подводя итоги сказанного, считаю неудачным применение выражения «древесины голосеменного типа» к археоптерисовым и другим группам растений, имевшим пикноксилическую древесину с точечными порами.

Возникновение бифациального камбия, отмеченного C. Beck и D. White (1988) в разных группах, скорее всего было результатом конвергенции

(Снигиревская, 1978, 1988), значение которой в эволюции древних, особенно палеозойских растений, как правило, недооценивают. Часто сходные признаки принимают за свидетельство близости групп, не имеющих непосредственных родственных связей. Фактически пикноксилическое строение, свойственное кустарниковым и древесным жизненным формам, — это один из способов морфо-физиологической адаптации растений к наземному образу жизни.

Как отмечал А. А. Яценко-Хмелевский (1961, 1978), возникновение древесного габитуса было сопряжено с высочайшей физиолого-биохимической организацией растений, достигнутой уже в позднем девоне, т. е. около 350 млн лет назад. Это выразилось в длительном функционировании апикальных и латеральных меристем, основанном на сложном комплексе фитогормонов.

Появление древесной организации, по-видимому, было связано с мутацией, вызванной в пределах популяции непосредственного предка археоптерисовых (который, однако, нам не известен) таким мощным природным фактором, каким является повышенное радиоактивное излучение, связанное с выбросами лавы. Единство геологических и геохимических процессов и органической эволюции, а также мутагенное значение магмы рассматривались в ряде работ С. Г. Неручева (1988 и др.), заслуживающих самого пристального внимания палеоботаников. Как известно, бóльшая часть местонахождений древесных археоптерисовых позднего девона связана с зонами повышенной геодинамической активности. Например, в классических местонахождениях окаменелых древесин *Callixylon* и побегов *Archaeopteris* в Донецком бассейне (Донецкий Кряж), описанных Шмальгаузеном (Schmalhausen, 1894; Шмальгаузен, 1895) и М. Д. Залесским (1911), остатки древесных археоптерисовых вместе со щитками панцирных рыб встречаются в вулканогенных отложениях, представленных кристаллическими туфами и туфогенно-осадочными породами, которые нередко содержат вулканические бомбы. Это свидетельствует об извержениях вулканов в непосредственной близости от местонахождений археоптерисовых. Большая часть других местонахождений, например, в Сибири, Казахстане, на севере европейской части России также связана с геодинамически активными зонами. Так, обугленные и вторично минерализованные древесины в виде дисперсных остатков встречены в кимберлитовых трубках (определения мои) в отложениях жерла (Саблуков, 1984, 1987). Достоверность принадлежности этих древесин к археоптерисовым не вызывает сомнений, так как они имеют поровость трахеид, свойственную *Callixylon*, и очень хорошо сохранились. Открытие древесин археоптерисовых в кимберлитовых трубках (Саблуков, 1987) позволило датировать время их образования поздним девоном. Это подтверждается развитием нижнекарбоновых отложений в перекрывающих кимберлитовые трубки толщах.

Beck (1962) включал *Archaeopteris* и *Callixylon* в порядок *Pityales* и вместе с *Aneurophytales* — в созданный им класс *Progymnospermopsida* (праголосеменные). Его систему приняли многие, особенно американские палеоботаники, модифицируя ее в той или иной степени. Так, P. Bonamo (1975) поместила археоптерисовые в самостоятельный порядок *Archaeopteridales*, так как, по данным A. Long (1963), род *Pitys* (= *Pitus)* оказался семенным папоротником (Beck, White, 1988).

В свое время в связи с подготовкой многотомного труда «Жизнь растений» (редакторы 4-го тома, в котором рассматривались археоптерисовые, И. В. Грушвицкий и С. Г. Жилин) я предложила выделить археоптерисовые в особый класс (тогда тип) *Archaeopteridopsida*, что и было упомянуто А. Л. Тахтаджяном (1978) в соответствующем разделе, а также доложено мной на VI Съезде Всесоюзного ботанического общества (Снигиревская, 1978). Однако наши знания об археоптерисовых и аневрофитовых (в широком смысле) пополнились за счет новых находок и открытия новых структур. Объединение их в одну группу представляется искусственным и затрудняет выявление их

филогенетических связей. Само название *Progymnospermopsida* по существу вводит в заблуждение, навязывая идею родства с голосеменными. Было бы более правильным не применять для таксонов высокого ранга (отделы, классы, порядки) названий, которые указывают на предполагаемые родственные связи таксонов, особенно основанных на фоссилиях.

Археоптерисовые и аневрофитовые не могут быть объединены в одну группу, так как существенные признаки их внешней и внутренней организации весьма различны. Так, для аневрофитовых характерны травянистая и кустарниковая жизненные формы; протостелическая, реже сифоностелическая организация проводящей системы осей; их дихотомическое и дихоподиальное (псевдомоноподиальное) ветвление; отсутствие настоящих листьев с плоской листовой пластинкой и наличие так называемых придатков (не очень удачный русский эквивалент английского термина «appendages») с билатеральной симметрией каждой очередной пары многократно дихотомирующих придатков, расположенных спирально, иногда попарно сближенных, почти супротивных или сидящих катадромно (подобно афлебиям) в основании бифуркирующих или трифуркирующих осей. Эти придатки рассматриваются как аналоги листьев (Beck, White, 1988). Наконец, у аневрофитовых наблюдается гомоспория, т. е. отсутствие дифференциации миоспор по величине. Археоптерисовые — настоящие древесные растения, хотя кустарниковые формы не исключаются; им свойственны эвстелическая организация проводящей системы; способность камбия к ритмической деятельности, что выражено в наличии четких колец прироста у многих видов *Callixylon*; образование настоящих листьев с плоской листовой пластинкой, низбегающим листовым черешком и тетрархными листовыми следами, образующимися в спиральной последовательности; дихотомическое, дихоподиальное и моноподиальное (?) ветвление осевых органов, в том числе корневой системы; развитие главного корня пикноксилического типа; ясно выраженная гетероспория.

Две точки зрения на родственные связи легли в основу двух различных подходов к реконструкции археоптерисовых. Так, широкоизвестная, вошедшая во многие современные учебники палеоботаники реконструкция Beck (1962) основана на его глубоком убеждении в непосредственном родстве археоптерисовых и хвойных. Он придал *Archaeopteris* облик хвойного дерева с билатерально-симметричной структурой побегов первого порядка, спирально расположенных на моноподиально ветвящемся стволе. Изучение побегов *A. archetypus* Schmalh. в классическом местонахождении вида (Schmalhausen, 1894; Шмальгаузен, 1895) позволило представить растение *Archaeopteris* похожим на *Ginkgo biloba* L. (Снигиревская, 1984а), но с более рыхлой кроной. Кстати, по степени и многообразию форм рассеченности листьев эти два рода очень сходны. Однако говорить о близком родстве с гинкго или другими голосеменными растениями археоптерисовых, с моей точки зрения, нельзя.

Как уже упоминалось выше, при анатомическом изучении окаменелого побега *A. archetypus* (Снигиревская, 1982) выявлено, что листовые следы этого вида имеют тетрархное строение, существенно отличающееся от диархной структуры листового следа у хвойных.

Наиболее вероятно, что археоптерисовые были слепой ветвью эволюции (Снигиревская, 1984а, 1988) гетероспоровых растений, которые не выдержали конкуренции древесных голосеменных, повсеместно вытеснивших их из лесных сообществ благодаря более совершенной репродуктивной стратегии. Первые голосеменные растения, по-видимому, следует искать среди кустарниковых или даже травянистых растений (Снигиревская, 1988), габитуально сходных, например, с *Dimeripteris* или *Sphenopteridium*.

Из дискуссии на страницах «Botanical Review» (Meyen, 1984; Beck, 1985; Miller, 1985; Rothwell, 1985) и комментариев Beck и White (1988) в книге «Origin and evolution of Gymnosperms» следует, что вопрос о филоге-

нетических связях и происхождении археоптерисовых до сих пор является нерешенным.

Появление археоптерисовых было важным событием в эволюции растительного покрова, связанным с возникновением древесной жизненной формы и нового класса природных явлений — настоящих лесных экосистем, эдификаторами которых были представители этой группы, составлявшие первый ярус древнейших лесов Земли. Широкое распространение лесных ландшафтов в позднем девоне сыграло решающую роль в эволюции биосферы в целом. Это был существенный момент в стратификации растительного покрова суши, в расширении набора экологических ниш не только по горизонтали, но и по вертикали. С появлением лесных ландшафтов связано возникновение эпифитов и лиан, остатки которых встречаются вместе с археоптерисовыми (см., например: Снигиревский, 1992). Археоптерисовые и сопутствующие им кладоксилоновые, которые были, по-видимому, лианами, представляли собой своего рода префанерофиты, так как у них отсутствовали почки возобновления.

В отличие от адвентивной корневой системы папоротников осевая корневая система археоптерисовых была пикноксилической, она может быть расценена как важное новообразование в эволюции наземных растений. Пикноксилические органы наименее чувствительны к неблагоприятным условиям среды и наиболее длительное время сохраняют жизнеспособность (Серебряков, 1962). Корневая система археоптерисовых существенно преобразовывала первичный субстрат, разрушая его на значительную глубину (по сравнению с корневой системой травянистых и кустарниковых растений), и обеспечивала вынос воды и минеральных солей на поверхность, создавая благоприятные условия не только для возобновления этих растений, но и для поселения под их пологом травянистых и кустарниковых растений, а также животных (Chaloner, Sheerin, 1979; Снигиревская, 1984б, 1988). Создавались благоприятные условия для установления новых трофических связей, в том числе между высшими растениями, водорослями, грибами и бактериями, в частности почвенными. С развитием первых лесных сообществ связано развитие первых лесных почв, которые впоследствии оказались благоприятным субстратом для расселения древесных голосеменных. Первые лесные сообщества, начиная с позднего девона, стали, по-видимому, основным источником органического углерода суши.

Широкое распространение лесных формаций в позднем девоне свидетельствует о высокой, а не низкой, как предполагалось (Пономаренко, 1984), расселительной способности палеозойских растений. Как показали С. Beck (1981), G. Creber и W. Chaloner (1984), распространение археоптерисовых было циркумглобальным, ограниченным только областью тропического климата. Видимо, характер распространения образованных ими лесных формаций следует рассматривать как проявление фитогеографической зональности (Снигиревская, 1978, 1985, 1987, 1988; Snigirevskaya, Lemoigne, 1990), первые признаки которой связывают обычно с ранним карбоном. Вполне возможно, что в результате анализа географического распространения других групп девонских растений, в частности аневрофитовых, удастся проследить фитогеографическую зональность и в среднем девоне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Залесский М. Д. Изучение анатомии *Dadoxylon tchichatcheffii* Goeppert // Тр. Геол. ком. Нов. сер. 1911. № 68. С. 1—29.

Мейен С. В. Основы палеоботаники. М., 1987. 403 с.

Неручев С. Г. Глобальные геохимические аномалии и биосферные кризисы // Природа. 1988. № 1. С. 72—81.

Пономаренко А. Г. Эволюция экосистем, основные события // Палеонтология. М., 1984. С. 71—74. (27 Междунар. конгр. 1984. Т. 2).

Саблуков С. М. К вопросу о фазах формирования и возрасте трубок взрыва Онежского полуострова // ДАН СССР. 1984. Т. 277. Вып. 1. С. 168—170.
Саблуков С. М. Методы прогноза и поисков месторождений алмазов различных генетических типов // Тр. ЦНИГРИ. 1987. Вып. 218. С. 24—27.
Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
Снигиревская Н. С. К систематике древнейших папоротников // Тез. докл. VI Делегатск. съезда Всесоюз. бот. о-ва. Л., 1978. С. 361—362.
Снигиревская Н. С. Побег *Archaeopteris archetypus* с сохранившейся анатомической структурой // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1237—1243.
Снигиревская Н. С. К методике коллекционирования ископаемых древесин в связи с проблемой реконструкции археоптерисовых // Бот. журн. 1984а. Т. 69. № 5. С. 707—710.
Снигиревская Н. С. Корневые системы археоптерисовых в верхнем девоне Донбасса// Ежегодник Всесоюз. палеонтол. о-ва. 1984б. Т. 27. С. 28—38.
Снигиревская Н. С. Поздний девон — время появления лесов как природного явления // Тез. докл. 31 Сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1985. С. 72—73.
Снигиревская Н. С. Ботанико-географическая зональность в позднем девоне // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 8. С. 1050—1052.
Снигиревская Н. С. Поздний девон — время появления лесов как природного явления // Становление и эволюция континентальных биот. Тр. 31 Сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1988. С. 115—124.
Снигиревский С. М. Новый вид рода *Cladoxylon* (*Cladoxylaceae*) из позднего девона Донбасса // Вопр. палеонтологии. Межвуз. сб. СПб, 1992. Т. 10. С. 173—180.
Тахтаджян А. Л. Классификация и филогения папоротниковидных // Жизнь растений. 1978. Т. 4. С. 166—170.
Тахтаджян А. Л. Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 135—142.
Шмальгаузен И. О девонских растениях Донецкого бассейна // Зап. Киевск. о-ва естествоисп. 1895. Т. 14. Вып. 1/2. С. XII—XIII.
Яценко-Хмелевский А. А. Краткий курс анатомии растений. М., 1964. 282 с.
Яценко-Хмелевский А. А. Эволюция проводящих клеток и тканей // Жизнь растений. 1978. Т. 4. С. 15—27.
Beck C. B. The identity of *Archaeopteris* and *Callixylon* // Brittonia. 1960a. Vol. 12. P. 351—368.
Beck C. B. Connection between *Archaeopteris* and *Callixylon* // Science. 1960b. Vol. 131. P. 1524—1525.
Beck C. B. Reconstruction of *Archaeopteris* and further consideration of its phylogenetic position // Amer. J. Bot. 1962. Vol. 49. P. 373—382.
Beck C. B. Eddya sullivanensis gen. et sp. nov., a plant of gymnospermic morphology from the Upper Devonian of New York // Palaeontographica. 1967. Bd 121B. Lfg 1-3. S. 1—22.
Beck C. B. On the anatomy and morphology of lateral brunch systems of *Archaeopteris*// Amer. J. Bot. 1971. Vol. 54. P. 755—768.
Beck C. B. Archaeopteris and its role in vascular plant evolution // Palaeobotany, Palaeoecology and Evolution / Ed. by K. J. Niklas. N. Y., 1981. Vol. 1. P. 193—230.
Beck C. B. Gymnosperm phylogeny — a commentary on the views of S. V. Meyen // Bot. Rev. 1985. Vol. 51. N 3. P. 273—294.
Beck C. B., White D. C. Progymnosperms // Origin and evolution of Gymnosperms / Ed. by C. B. Beck. N. Y., 1988. P. 1—84.
Bonamo P. M. The *Progymnospermopsida*: building a concept // Taxon. 1975. Vol. 24. N 5/6. P. 569—579.
Carluccio L. M., Hueber F. M., Banks H. P. Archaeopteris macilenta, anatomy and morphology of its frond // Amer. J. Bot. 1966. Vol. 53. P. 719—730.
Chaloner W. G., Sheerin A. Devonian macrofloras // Devon. syst. 1979. N 23. P. 145—161.
Creber G. T., Chaloner W. G. Climatic indication from growth rings in fossil woods // Fossils and climats. N. Y., 1984. P. 49—74.
Harris T. Schizopodium davidi gen. et sp. nov. — a new type of stem from the Devonian rocks of Australia // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1929. Vol. 217. P. 395—410.
Long A. G. Some specimens of *Lyginorachis papilio* Kidston associated with stems of *Pitys* // Trans. Roy. Soc. Edinb. 1963. Vol. 65. P. 211—224.

Meyen S. V. Basic features of Gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record // Bot. Rev. 1984. Vol. 50. N 1. P. 1—112.

Miller C. N., Jr. A critical review of S. V. Meyen's «Basic of Gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record» // Bot. Rev. 1985. Vol. 51. N 3. P. 295—318.

Rothwell G. W. The role of comparative morphology and anatomy in interpreting the systematics of fossil *Gymnosperms* // Bot. Rev. 1985. Vol. 51. N 3. P. 319—327.

Scheckler S. E. Ontogeny of progymnosperms. 2. Shoots of Upper Devonian *Archaeopteridales* // Can. J. Bot. 1978. Vol. 56. P. 3136—3170.

Schmalhausen J. Ueber Devonische Pflanzen aus dem Donetz-Becken // Mém. Comité Géol. 1894. Vol. 8. N 3. P. 1—36.

Snigirevskaya N. S., Lemoigne I. Nouveau gisement dévonien à *Callixylon* dans le centre de la Sibérie. Conséquences pour la phytogeographie, la climatologie et les relations continentales au Devonien supérieur // C. R. Acad. Sci. Paris. Sér. 2. 1990. Vol. 311. P. 1557—1562.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 12 X 1994

SUMMARY

J. Schmalhausen's priority in the interpretation of archaeopterids as a special group (*Archaeopteridae*) of higher plants distinct from ferns is shown. The role of woody archaeopterids in the formation of forest landscapes of the Late Devonian is discussed. Circumglobal distribution of archaeopterids over the tropical belt of the Earth is interpreted as the first appearance of the phytogeographical zonality.

УДК 92:561(47+57)

С. Г. Жилин

ВКЛАД И. Ф. ШМАЛЬГАУЗЕНА В МЕЛОВУЮ И ТРЕТИЧНУЮ ПАЛЕОБОТАНИКУ

S. G. ZHILIN. I. F. SCHMALHAUSEN'S CONTRIBUTION TO THE CRETACEOUS AND TERTIARY PALAEOBOTANY

И. Ф. Шмальгаузен, знаменитый систематик и флорист, был также и крупным палеоботаником. Он издал несколько обширных монографий с описанием флор всех геологических эр — от девона до квартера. В статье обсуждаются меловые и третичные флоры, которые исследовал И. Ф. Шмальгаузен и которые на протяжении столетия со дня его кончины изучали палеоботаники ряда поколений.

Крупный русский [1] ботаник и палеоботаник Иоганн Шмальгаузен, или по-русски Иван Федорович (подробнее см.: Снигиревская, 1995а), систематик современных растений и флорист, не был самоучкой в науке об ископаемых растениях: он получил палеоботаническое образование в Страсбурге у знаменитого уже Wilhelm Schimper, автора до сих пор используемой в работе палеоботаников сводки (Schimper, 1869, 1870—1872, 1874). Видимо, это и легло в основу столь успешных занятий И. Ф. в области палеоботаники. Ведь обычно даже очень хорошие необотаники, видя неуспех палеоботаника в выявлении тончайших связей с современной флорой, берутся сами изучать

---

[1] Шмальгаузен, уроженец Германии, учился и работал в Российской империи, как и его отец, а впоследствии и его сын, и традиционно назывался русским ботаником, а не российским, по современному обыкновению.

ископаемые растения, но сделать это на высшем уровне удается лишь немногим и при условии полного погружения в новую сферу занятий.

Какой-либо геохронологической идеи в изучении фоссилий у И. Ф. не было: видимо, он соглашался изучать все коллекции, которые ему предлагали для обработки: в Петербурге — Геологический комитет (конкретно Ф. Б. Шмидт), в Киеве — Университет Св. Владимира и разные владельцы собраний ископаемых образцов. Кроме того, в годы палеоботанической работы И. Ф. не было в России ни одного действующего палеоботаника (К. Е. фон Мерклин уже почти не занимался ископаемыми растениями, а Н. В. Григорьев, ученик И. Ф., напечатал свой первый труд в 1898 г.). И. Ф. не имел и специфической привязанности к какому-либо одному методу обработки фитофоссилий, что также можно объяснить его широкой образованностью: в Петербурге и Страсбурге он учился микроскопической технике и анатомии, систематике и флористике (Снигиревская, 1995а; Цвелев, 1995). В наши дни редкий палеоботаник в России занимается анатомированием ископаемых древесин, листьев (т. е. фитолейм) и одновременно отпечатками листьев. А если учесть, что И. Ф. изучал палеофлоры всех возрастов и описал множество новых таксонов по фитофоссилиям, не считая, разумеется, современных растений (которых он описал гораздо больше, чем ископаемых), то станет ясно, что масштаб его работы был воистину колоссальным.

Порядок обсуждения работ И. Ф., принятый мной, указывает на изменения в датировании палеофлор, произошедшие за сто лет. Флора Канева была датирована И. Ф. поздним мелом, флору Деревянных Гор он считал третичной, флору Могильно — олигоценовой, а бухтарминскую — плиоценовой. Из всех этих изменений в возрасте наиболее важным следует назвать произошедшее с флорой Деревянных Гор, которая из третичной стала позднемеловой, а именно туронской или раннесенонской (Свешникова, Буданцев, 1969). Но вина И. Ф. в этой ошибке минимальна, ибо он просто следовал господствовавшему тогда мнению своего второго учителя в палеоботанике O. Heer, который счел миоценовыми многие меловые и раннепалеогеновые флоры Арктики (а также Сибири и Сахалина). Объединенные Heer (1868, 1871, 1875, 1877, 1878, 1880, 1883) в семитомном труде, эти, якобы, миоценовые флоры (среди них всего несколько подлинно миоценовых) послужили материалом для энглеровской концепции «арктотретичной флоры» (Engler, 1879, 1882). Первым последовательным критиком «арктотретичных флор» стал в XX в. А. Н. Криштофович.

Меловые флоры

Раннемеловые флоры

Находка недалеко от «Ромнича в Волынской губернии» (Шмальгаузен, 1882 : 216) «ствола» древовидного папоротника *Protopteris punctata* Sternb. относится к числу редких (Армашевский, 1881; Шмальгаузен, 1882). Окаменелые остатки стволов древовидных папоротников с листовыми подушками определяются палеоботаниками довольно точно, ибо несут анатомическую информацию: на месте отделения листа от осевого органа виден как бы срез черешка. Образец, исследованный И. Ф., цитируется до сих пор как уникальная на Украине (и вообще в Восточной Европе) находка вида, характерного для вельдских флор Центральной и Западной Европы (Вахрамеев, 1970).

Позднеальбская флора Канева (Украина)

Шмальгаузен лишь предварительно ознакомился с коллекцией из Канева. Об этом есть известия в двух статьях Г. А. Радкевича (1891, 1895), который

указал, что «Обработку всего палеофитологического материала принял на себя проф. И. Ф. Шмальгаузен; описание флоры меловых осадков окр. Канева составит предмет его специальной монографии» (Радкевич, 1895 : 103). Шмальгаузен продолжал исследование коллекции. Это видно по названиям фоссилий на этикетках, несколько отличающимся от приведенных в списке растений у Радкевича (1895 : 103—105). Сбереженные в Геологическом музее Киева образцы с этикетками Шмальгаузена впоследствии были обработаны Н. В. Пименовой вместе с ее сборами 1937 г. (Піменова, 1939).

Удивительно хорошая сохранность образцов и сам тип этой сохранности, сравнительно редко встречающийся (об этом скажу несколько слов далее), побудили московского палеоботаника М. П. Долуденко предпринять в 1983 и 1985 гг. новые сборы образцов в окр. Канева и организовать их изучение с привлечением ряда специалистов разного профиля.

Растительные остатки сохранились в породах, называемых гезами (Долуденко, Муравьев, 1990). Гезы — песчаная порода, состоящая помимо кварца из обломков спикул губок и зерен глауконита, сцементированная базальной опоковой (порцелланитовой) массой, люссатитом и халцедоном. При образовании этой породы, зачастую пористой, не происходит деформации растительной ткани, а сами фоссилии фиксируются в положении, произвольном относительно плоскости напластования (Долуденко, Муравьев, 1990). И хотя фитофоссилии из Канева Долуденко с соавт. (1992) называют петрификациями (истинными окаменелостями), в них сохранились как сильно минерализованные («замещенные») ткани растений (с сохранением клеточной структуры), так и слабо минерализованные (фитолеймы). Кроме того, часть материала представлена лишь отпечатками той или иной структуры (внешней или внутренней) без сохранения собственно ткани. Во флоре Канева, по последней обработке, насчитывается всего 8 форм, и еще 2 растения не удалось определить даже с точностью до семейства. Любопытно, что для этой же флоры Шмальгаузен установил 7 форм, а Пименова — 8. Состав флоры Канева довольно необычен. Единственное двудольное не определено ни до рода, ни до семейства, лишь голосеменные хорошо представлены. Среди них весьма примечательна находка саговника, который Шмальгаузеном был определен как *Cycadites*, Н. В. Пименовой (1939) описан как *Dioonites schmalhausenii* Pimen., а М. П. Долуденко и Е. И. Костина (1987) перевели его в новый род *Dnepria* (см.: Жилин, Иконников, 1995). В обработках Долуденко с соавт. (Шилкина, Долуденко, 1985; Barale, Doludenko, 1985; Doludenko, Pons, 1986; Долуденко, Костина, 1987; Долуденко, Тесленко, 1987; Долуденко и др., 1988, 1992; Doludenko, Kostina, 1994) эти фоссилии изучены анатомически. Они представляют собой минерализованные перисторассеченные листья. Один тип листьев принадлежит *Dnepria schmalhausenii* (Pimen.) Dolud. et Kostina, другой — *D. vachrameevii* Dolud. et Kostina.

Очень интересны олиственные ветки, в одном случае — с женской шишкой; анатомически исследованы только листья и древесина. Эти фоссилии были описаны в качестве нового рода *Kanevia* Dolud., Kostina et Shilk., отнесенного к *Taxodiaceae*. Также с применением анатомического метода изучены *Frenelopsis* и *Brachyphyllum*. Коллекция из Канева, исследование которой Шмальгаузен начал, но не успел завершить, оказалась весьма ценной. Поэтому не удивительно, что местонахождение нижнемеловых растений на южной окраине Канева попало в число охраняемых памятников доисторического прошлого (Местонахождения ископаемых..., 1994). Каневская флора по числу видов невелика и при этом своеобразна. Поэтому она вряд ли послужит в качестве эталонной для целей стратиграфии, хотя и датирована фаунистически (по единственной находке аммонита), но зато все растения из Канева имеют точный возраст — поздний альб (около 100 млн лет).

Позднемеловая флора

Шмальгаузену не довелось изучать палеофлоры, которые бы считались в его время позднемеловыми. Со временем, однако, позднемеловой флорой сочли (и вполне обоснованно) флору Деревянных Гор на о-ве Новая Сибирь из архипелага Новосибирские острова, которую Шмальгаузен рассматривал, по геологическим данным, как третичную.

Позднемеловая флора Деревянных Гор (остров Новая Сибирь)

Первые сборы остатков растений на о-ве Новая Сибирь произвел в 1886 г. барон Э. В. фон Толль, посчитавший породы, содержащие растительные остатки, третичными. На современной карте один из западных мысов о-ва Новая Сибирь носит название Утес Деревянных Гор. На нем и было замечено скопление ископаемых древесин (впервые, еще такими легендарными полярными путешественниками, как Я. Санников и Hedenström, в начале XIX в.). Сначала эти древесины были названы Noahhölzer (Ноевы деревья), а уж после сам мыс получил имя Holzberge (Деревянные Горы) (см.: Местонахождения ископаемых..., 1994).

Обрабатывая образцы из Деревянных Гор, Шмальгаузен (Schmalhausen, 1890), несомненно, руководствовался мнением геолога барона фон Толля, но он также помнил, вероятно, и о концепции «арктического миоцена» Heer.

Первые высказывания против третичного возраста флоры Деревянных Гор (Криштофович, по: Свешникова, Буданцев, 1969) свелись к указанию на возможно самый поздний мел, т. е. даний (Байковская, 1956), что, по современной стратиграфии, означает ранний палеоцен. Новые сборы Л. Ю. Буданцева и И. Н. Свешниковой (Свешникова, Буданцев, 1969), однако, дали возможность установить, что флора Деревянных Гор, несомненно, меловая и скорее всего туронская или раннесенонская (Буданцев, 1983). Действительно, по современным представлениям, систематический состав флоры Деревянных Гор весьма типичен для арктического позднего мела.

Среди интересных растений флоры Деревянных Гор упомяну *Agathis tollii* (Schmalh.) Baik. ex Sveshn. et Budants.[2] (хотя родовое определение требует уточнения), *Pseudolarix schmalhausenii* Sveshn. et Budants., *Sequoia tenuifolia* (Schmalh.) Sveshn. et Budants., а также роды *Tollia* (*Taxodiaceae*), *Pseudoprotophyllum* и *Macclintockia.*

Северные флоры, отнесенные Heer к так называемому арктическому миоцену (в их ряд и вошла позднее флора Деревянных Гор; Schmalhausen, 1890), A. Engler (1879, 1882) назвал «арктотретичными» (Arcto Tertiary — в английском переводе его книги). Теперь этот термин ведет к путанице, так как возраст почти всех «миоценовых» (по Heer) флор кардинально пересмотрен и большая часть их отнесена к разным векам позднего мела или к началу палеогена. В опубликованных посмертно работах А. Н. Криштофовича (1958а, б) явно наметилась мысль о том, что концепция «арктотретичной флоры» относится к циклу проблем, связанных с пограничными позднемеловыми и раннепалеогеновыми флорами Севера.

Это позволяет повторить высказанное ранее (Жилин, 1984; Zhilin, 1989) суждение о некорректности термина «арктотретичная флора», в связи с тем что большая часть бывших «арктотретичных» флор оказалась древнее, чем полагали Heer и Engler. Мало того, что слово «третичный» в термине постоянно

---

[2] Эта комбинация была опубликована (Байковская, 1956 : 91, 129) без точной и прямой ссылки на базионим, и ее обнародование недействительно. Точное цитирование базионима в работе Свешниковой и Буданцева (1969) позволяет считать комбинацию *Agathis tollii* валидизированной в 1969 г.

возвращает читателя к палеогеновым и неогеновым ситуациям, но ведь автоматически вспоминается и гееровский термин «арктический миоцен». К тому же термин «арктотретичная флора» был синонимизирован Криштофовичем с его гораздо более точным термином «тургайская флора» (подробнее см.: Жилин, 1984; Zhilin, 1989), т. е. с олигоценово-миоценовой флорой, а не с пограничной меловой—палеогеновой. Отказ от использования термина «арктотретичный» поможет уяснению палеофитогеографической ситуации в целом.

Третичные флоры

Шмальгаузен изучил несколько третичных флор, конкретный возраст которых в его время расценивался несколько иначе, чем в наши дни (Баженова, Тесленко, 1986). В первую очередь это относится к украинским палеофлорам (Schmalhausen, 1883; Шмальгаузен, 1884), но и его оценка (Schmalhausen, 1887) возраста бухтарминской флоры (Казахстан) претерпела впоследствии значительные изменения.

Палеогеновые флоры Украины

В буроугольных копях Екатеринопольской дачи (ныне пос. Катеринополь) близ г. Звенигородка Киевской губернии (ныне Черкасской обл.) горный инженер Л. П. Долинский собрал значительную коллекцию ископаемых древесин и отпечатков листьев (позднее в отвалах копей собирал фитофоссилии и Шмальгаузен). Профессор П. Я. Армашевский в 1879 г. собрал интересную коллекцию отпечатков листьев и побегов хвойных на кварцитовидных белых песчаниках близ почтовой ст. Могильной (ныне с. Полесское Житомирской обл.).[3] Эти две коллекции расцениваются сейчас как среднеэоценовые.

В обнажениях правого берега Днепра (окр. Киева), а также выше и ниже Киева в отложениях так называемого спондилового яруса разными коллекторами в глинах и глинистых песках были собраны остатки растений и янтарь. Эти отложения ныне рассматриваются как харьковская свита (прежде — «ярус»), нижняя часть которой считается верхнеэоценовой (обуховская свита), а верхняя — нижнеолигоценовой (межигорская свита), по В. Ю. Зосимовичу (1992).

Среднеэоценовая флора Катеринополя

Среди растений, найденных в Катеринополе, есть немало примечательных. До сих пор не разгадана природа *Bromelites dolinskii* Schmalh. Образцы этого растения, к счастью, обнаружены, кроме Катеринополя, еще в нескольких местонахождениях и хранятся в различных музеях, что делает их доступными для дополнительных исследований (изучением их занимаются сейчас С. В. Викулин и моя аспирантка Я. Ю. Потапова). Очень широко распространен палеогеновый род *Dryophyllum*, принадлежащий сем. *Fagaceae* (Ильинская, 1995). Так и расценивал его Шмальгаузен. Флора Катеринополя — одна из самых богатых на Украине, ей присущи пальмы и лавровые, обычные представители эоценовых флор, а также скорее всего неверно определенные члены современных австралийских родов *Hakea, Banksia* и *Eucalyptus*. Большинство современных палеоботаников отвергают эту «моду» середины XIX в., которую обычно называют (вполне эвфемистически) идеей «Новой Голландии в Европе». Вопреки устаревшей моде исследователи стараются найти соответствия (ана-

---

[3] В палеоботанической литературе утвердилось название флоры и местонахождения по с. Могильно вопреки старому названию этого населенного пункта (почтовая ст. Могильная) и новому (с 1964 г.) — с. Полесское (см.: Ископаемые цветковые..., 1974, 1982; Жилин, 1984).

логи) ископаемым растениям из Северного полушария в современных флорах этого же полушария.

Среднеэоценовая флора Могильно

Изучением этой самой богатой на Украине эоценовой флоры после И. Ф. Шмальгаузена занимались такие палеоботаники, как И. В. Палибин, А. Н. Криштофович, Н. В. Пименова, Ф. А. Станиславский, С. Г. Жилин, С. В. Викулин, но она и количественно далеко не исчерпана, а многие ее таксоны остаются до сих пор загадочными, например *Leptospermites spicatus* Schmalh. (= *Stachyocarpus eocenica* S. Meunier), отпечатки плодов на песчанике: их подлинная таксономическая принадлежность не установлена (Жилин, 1986 : 79, табл. III, *3—5*). Это относится и к *L. crassifragmus* Schmalh., и к *Syncarpites ovalis* Schmalh. (Schmalhausen, 1883). Лавровые, несомненно, присутствовали во флоре Могильно, но точная родовая их принадлежность установлена лишь отчасти. Непросто обстоит дело и с хвойными: например, олиственные побеги, определенные Шмальгаузеном как *Sequoia couttsiae* Heer var. *robusta* Schmalh., были переведены Ф. А. Станиславским (1957) в *Araucarites sternbergii* Goepp. Мною же этот вид отнесен к *Doliostrobus certus* Bůžek, Holý et Kvaček (Жилин, 1986 : 78). Таксономически точная работа А. Л. Тахтаджяна (1958) по ископаемым пальмам позволила определить их представителя в Могильно как *Trachycarpus rhapifolia* (Sternb.) Takht. (Жилин, 1986 : 78). Во время сборов 1983 г. в Могильно автору этих строк удалось найти отпечаток *Comptonia acutiloba* Brongn. (первая находка этого рода в Могильно; см.: Жилин, 1986 : 78, табл. II, *6, 7*).

Позднеэоценовая флора окрестностей Киева

О позднеэоценовом возрасте этой флоры можно судить лишь по литературным данным, ибо старые обнажения днепровского берега непосредственно под городом застроены и их переисследовать невозможно. Но несомненно то, что местонахождения, которые изучал Шмальгаузен (Schmalhausen, 1883; Шмальгаузен, 1884), принадлежат нижней, эоценовой части харьковского «яруса» (харьковской свиты), относимой ныне киевскими геологами к обуховской свите.

Раннеолигоценовые растения окрестностей Киева

В 1983 г. мне с сотрудниками (С. В. Викулиным, московским биохимиком А. Ф. Топуновым и студенткой Горного института И. А. Головачевой) и с киевским геологом и палинологом А. Б. Стотландом удалось посетить в окр. Киева местонахождения ископаемых растений, с коллекциями из которых за столетие до этого имел дело крупный ботаник и палеоботаник Шмальгаузен.

От украинских геологов мы знали, что в д. Новые Петровцы (в 20 км выше Киева в днепровских обрывах) они находят преимущественно «водорослеподобные» остатки. Помня о морских травах в монографиях Шмальгаузена (Schmalhausen, 1883; Шмальгаузен, 1884), мы воодушевленно искали в глинистом прослое межигорской свиты фитофоссилии, но нам встречались лишь так называемые отпечатки обрывков узких линейных листьев, которые можно было бы определить как *Monocotyledones* sp. Все устали от казавшихся уже бесплодными поисков, и только автор этих строк с некой одержимостью продолжал простукивать по простиранию все тот же слой в надежде найти хоть малейший остаток фитолеймы: ведь в работах Шмальгаузена были рисунки клеточного строения фитофоссилии, названной им *Zostera kiewiensis* Schmalh. Наконец, в том месте, где глинистый прослой с «отпечатками» оказался на вершине узкого останца оползневого блока пород, а ветер свевал из прослоя, как мусор, узкие зеленоватые пленки (то и дело попадавшие мне в глаза и волосы), пришла удача. Я долгое время стряхивал пленки, пока не осознал, что это и есть фитолеймы.

Оказалось, что на всем дальнейшем протяжении берега (3.5 км) до следующей деревни (д. Старые Петровцы) глинистый прослой содержал не «отпечатки» листьев, а их остатки, то, что палеоботаники в России с легкой руки А. Н. Криштофовича называют фитолеймами (по-английски — compressions). Подробно об исследовании этой новой находки *Zostera kiewiensis* с помощью светового, сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов рассказано в специальной статье, помещенной в этом номере журнала (Vickulin et al., 1995). Здесь я лишь добавлю, что причина зеленоватого цвета фитолейм была в том, что листья содержали хлорофилл: это стало известно после биохимического анализа, сделанного в 1983 г. А. Ф. Топуновым (Викулин и др., 1986).

На протяжении 3.5 км тонкий глинистый слой содержит неисчислимое количество фитолейм *Zostera kiewiensis*. Работа над этим растением продолжается, так как оно имеет не все признаки современного рода *Zostera* (например, у *Z. kiewiensis* кутикула толстая, тогда как у современных зостер она тонкая).

Неогеновая флора

Миоценовая флора Бухтармы (Казахстан)

Местонахождение ископаемых растений близ пос. Чингистай в верховьях р. Бухтармы было открыто петербургским геологом Н. А. Соколовым в 1884 г. После исследований этой флоры Шмальгаузеном (Schmalhausen, 1887), который счел ее плиоценовой, проводились новые сборы, изученные И. А. Ильинской, В. С. Корниловой и Г. С. Раюшкиной (Раюшкина, 1979). Шмальгаузен принял мнение Соколова о плиоценовом возрасте отложений, а Корнилова и Раюшкина в суждении о возрасте основывались на сходстве флоры Чингистая (Бухтармы) с очень хорошо исследованной и более древней флорой Ашутаса, которая считалась среднеолигоценовой (Криштофович и др., 1956). Более молодой возраст — поздний олигоцен—ранний миоцен — Корнилова и Раюшкина сочли правильным установить для флоры Чингистая, опираясь на свое суждение о ее горном характере. Последнее утверждение справедливо, но упомянутые авторы несколько «удревнили» окрестные флоры (прежде всего флору Ашутаса: к тому времени было известно, что флора Ашутаса во всяком случае моложе «среднего олигоцена», т. е. раннего, по современной трактовке, олигоцена). Поэтому и флора Бухтармы оказалась «удревненной».

Опираясь на систему эталонных флор, разработанную на материале из разрезов Устюрта и Северного Приаралья, которая подкреплена данными по хорошо датированным флорам Тургая, автор данной статьи (Жилин, 1984, 1991; Zhilin, 1989) создал стратиграфическую систему индицирующих видов (индекс-видов = plant index species) для олигоцена—нижнего миоцена Казахстана. Согласно этой системе, флора Чингистая должна считаться более молодой, нежели ранний миоцен (Zhilin, 1989; Местонахождения ископаемых..., 1994), так как не имеет в своем составе ни одной «пары» индекс-видов (Жилин, 1991), которые свидетельствовали бы о ее более древнем, чем средний миоцен, возрасте.

Флора Чингистая, как и другие палеофлоры, которые довелось исследовать Шмальгаузену, оказалась чрезвычайно интересной и по ряду показателей оригинальной. Видимо, поэтому данные о ней, как и о палеофлорах Канева и Деревянных Гор, попали в книгу, где предлагается охранять наиболее важные (с разных точек зрения) палеофлоры (Местонахождения ископаемых..., 1994). Оригинальность состава флоры Чингистая состоит прежде всего в весьма значительном числе родов хвойных: *Pinaceae* (*Abies, Picea, Pseudotsuga, Tsuga* и *Pinus*), *Taxodiaxeae* (*Metasequoia* и *Taiwania*), *Cupressaceae* (*Chamaecyparis,*

Juniperus и *Thujopsis*). Кроме того, Раюшкиной обнаружены в этой флоре представители высших споровых. Совершенно необычен и состав двудольных, значительно обедненный: многих привычных для флоры тургайского типа родов и видов не было во флоре Бухтармы.

Заключение

Шмальгаузен внес ощутимый вклад в познание меловых и третичных флор Российской империи. Особенно важными были его работы по эоценовым (в современной трактовке) флорам Украины. Теплолюбивые среднеэоценовые флоры Катеринополя и Могильно с лавровыми и пальмами произвели сильное впечатление на палео- и необотаников. Палеоботаники сначала расценили эти флоры как тропические, затем постепенно склонились к мнению об их субтропическом облике. Продолжателем изучения этих действительно примечательных флор стал Криштофович, которому образцы из Могильно довелось обрабатывать еще студентом в 1907 г. Обаяние этих флор не оставляло Криштофовича до конца его дней. С добавлением новых местонахождений Криштофович в конце 20-х годов строит на основе эоценовых (но считавшихся еще олигоценовыми) украинских флор концепцию «полтавской» флоры. Последний термин пришлось по соображениям стратиграфического характера изменить на *древлянскую флору* (Жилин, 1986; Zhilin, 1989). А палеофлора Бухтармы (Чингистая), обработанная Шмальгаузеном, связывает его исследования с концепцией «тургайской» флоры Криштофовича тем, что демонстрирует «тургайский» элемент в казахстанском убежище, сохранявшимся в Рудном Алтае в середине миоцена.

В этом номере Ботанического журнала освещена не вся палеоботаническая деятельность И. Ф. Шмальгаузена. Но даже по фрагменту его палеозойских исследований (Снигиревская, 1995б) можно видеть широту интересов этого выдающегося ученого, предвосхитившего целый комплекс современных филогенетических и таксономических идей.

Научному творчеству Шмальгаузена в связи со столетием со дня его безвременной кончины было посвящено совместное заседание секции палеоботаники и секции флоры и растительности Российского ботанического общества (Санкт-Петербург, 28 апреля 1994 г.), подготовленное по инициативе Н. С. Снигиревской.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Армашевский П. Первое очередное собрание, 18 октября 1880 г. // Зап. Киевск. о-ва естествоисп. 1881. Т. 6(2). Вып. 2. С. 60—61.

Баженова Л. Д., Тесленко Ю. В. Палеогеновые растения Украины. Киев, 1986. 34 с.

Байковская Т. Н. Верхнемеловые флоры Северной Азии // Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. 1956. Вып. 2. С. 47—182.

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 156 с.

Вахрамеев В. А. Юрские и раннемеловые флоры // Тр. ГИН АН СССР. 1970. Вып. 208. С. 213—281.

Викулин С. В., Топунов А. Ф., Яковлева О. В. Сохранность хлорофилла и хлоропластов в фитолеймах из олигоценовых отложений Киевского Приднепровья // Тр. I Молодежн. конф. ботаников г. Ленинграда. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1986. № 6847-В. Ч. 3. С. 175—178.

Долуденко М. П., Костина Е. И. О хвойных рода *Elatides* // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 110—114.

Долуденко М. П., Костина Е. И., Шилкина И. А. Новый род хвойного *Kanevia* (*Taxodiaceae*) из позднего альба Украины // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 4. С. 465—476.

Долуденко М. П., Костина Е. И., Шилкина И. А. Позднеальбская флора Канева (Украина). М., 1992. 127 с.

Долуденко М. П., Муравьев В. И. О минерализации растительных остатков из позднего альба Украины // Палеонтол. журн. 1990. № 2. С. 138—142.

Долуденко М. П., Тесленко Ю. В. Позднеальбская флора Украины (окрестности г. Канева) // Палеонтол. журн. 1987. № 3. С. 114—118.

Жилин С. Г. Основные этапы формирования умеренной лесной флоры в олигоцене—раннем миоцене Казахстана. Л., 1984. 112 с. (Комаровские чтения. XXXIII).

Жилин С. Г. Смена экологических типов флоры на Украине и юге Среднерусской возвышенности в конце палеогена—начале неогена // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 72—84.

Жилин С. Г. Методические проблемы палеофлористики (на примере казахстанских палеогеновых и неогеновых флор) // Криштофовические чтения. 1991. Вып. 2. С. 57—88.

Жилин С. Г., Иконников С. С. Таксоны, описанные в честь И. Ф. Шмальгаузена // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 1. С. 123—127.

Зосимович В. Ю. Верхний эоцен, олигоцен и миоцен Субпаратетиса: Автореф. дис. ... д-ра геол.-минералог. наук. Киев, 1992. 62 с.

Ильинская И. А. О типификации рода *Dryophyllum* (*Fagaceae*) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 1. С. 119—123.

Ископаемые цветковые растения СССР. Л., 1974. Т. 1. 189 с.; 1982. Т. 2. 217 с.

Криштофович А. Н. Ископаемые флоры Пенжинской губы, оз. Тастах и хр. Рарыткин // Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. 1958а. Вып. 3. С. 73—124.

Криштофович А. Н. Меловая флора бассейна р. Анадырь // Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. 1958б. Вып. 3. С. 7—72.

Криштофович А. Н., Палибин И. В., Шапаренко К. К., Ярмоленко А. В., Байковская Т. Н., Грубов В. И., Ильинская И. А. Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане // Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. 1956. Вып. 1. С. 1—180.

Местонахождения ископаемых растений, нуждающихся в охране // Тр. БИН РАН. 1994. Вып. 12. С. 1—100.

Піменова Н. В. Ценоманська флора околиць м. Канева // Геолог. журн. 1939. Т. 6. Вип. 1-2. С. 229—243.

Радкевич Г. О меловых отложениях Подольской губернии // Зап. Киевск. о-ва естествоисп. 1891. Т. 11. Вып. 2. С. 75—105.

Радкевич Г. О фауне меловых отложений Каневского и Черкасского уезд. Киевской губернии // Зап. Киевск. о-ва естествоисп. 1895. Т. 14. Вып. 1. С. 95—105.

Раюшкина Г. С. Олигоценовая флора Мугоджар и Южного Алтая. Алма-Ата, 1979. 123 с.

Свешникова И. Н., Буданцев Л. Ю. Ископаемые флоры Арктики. I. Л., 1969. 130 с.

Снигиревская Н. С. Основные вехи жизни И. Ф. Шмальгаузена (1849—1894) // Бот. журн. 1995а. Т. 80. № 1. С. 128—132.

Снигиревская Н. С. Археоптерисовые и их значение в эволюции растительного покрова суши // Бот. журн. 1995б. Т. 80. № 1. С. 70—76.

Станиславский Ф. А. Об остатках так называемой *Sequioa sternbergii* (Goepp.) Heer из украинских местонахождений // Сб. памяти Африкана Николаевича Криштофовича. М.—Л., 1957. С. 199—211.

Тахтаджян А. Л. К систематике третичных веерных пальм СССР // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 12. С. 1661—1674.

Цвелев Н. Н. Вклад И. Ф. Шмальгаузена во флористику и систематику высших растений // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 1. С. 86—91.

Шилкина И. А., Долуденко М. П. *Frenelopsis* и *Cryptomeria* — доминанты позднеальбской флоры Украины // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 8. С. 1019—1030.

Шмальгаузен И. О стволе папоротника *Protopteris punctata* Sternb. // Зап. Киевск. о-ва естествоисп. 1882. Т. 6. Вып. 2. С. 216—219.

Шмальгаузен И. Материалы к третичной флоре юго-западной России // Зап. Киевск. о-ва естествоисп. 1884. Т. 7. Вып. 2. С. 5—144.

Barale G., Doludenko M. P. Une nouvelle espèce de *Cheirolepidiaceae* de l'Albien supérieur d'USSR; *Frenelopsis kaneviensis* nov. sp. // Actes 110^{e} Congr. nat. soc. savantes (Montpellier). Soc. sci. 1985. Fasc. 5. P. 99—114.

Doludenko M. P., Kostina E. I. Sur une adaptation remarquable chez une Cycadophyte (Dnepria) de l'Albien supérieur de l'Ukraine // C. R. Acad. Sci. Paris. 1994. T. 318. Sér. II. P. 1693—1698.

Doludenko M. P., Pons D. Silification remarquable chez une *Cheirolepidiaceae* d'Ukraine (URSS) a l'Albien supérieur // Actes 111^{e} Congr. nat. soc. savantes (Poitiers). Soc. sci. 1986. Fasc. 2. P. 23—25.

Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der extratropischen Florengebiete der nordlichen Hemisphäre. Leipzig, 1879. 202 S.

Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der extratropischen Florengebiete der südlichen Hemisphäre und der tropischen Gebiete. Leipzig, 1882. 386 S.

Heer O. Flora fossilis arctica. Zürich, 1868. [Bd 1]. VII. 190 S.; Winterthur, 1871. Bd 2. S. 1—51, 1—41, 1—98, 445—488; Zürich, 1875. Bd 3. S. I—VI, 1—11, 1—140, 1—29, 1—24; Zürich, 1877. Bd 4. S. I—VII, 1—141, 1—122, 1—13; Zürich, 1878. Bd 5. S. 1—38, 1—58, 1—61, 1—11, 1—6; Zürich, 1880. Bd 6. S. [1—2], 1—34, 1—17, 1—17, 1—38, I—VIII, 1—112; Zürich, 1883. Bd 7. 275 S.

Schimper W. Ph. Traité de Paléontologie végétale ou La flore du monde primitif dans ses rapports avec les formations géologiques et la flore du monde actuel. Paris—Londres—Madrid, 1869. Vol. 1. 738 p.; 1870—1872. Vol. 2. 968 p.; 1874. Vol. 3. 896 p.

Schmalhausen J. Beitrage zur Tertiärflora Süd-West-Russlands // Palaeontol. Abhandl. 1883. Bd 1. H. 4. S. 285—335.

Schmalhausen J. Ueber tertiäre Pflanzen aus dem Thale des Flusses Buchtorma am Fusse des Altaigebirges // Palaeontographica. 1887. Bd 33. S. 181—216.

Schmalhausen J. Tertiäre Pflanzen der Insel Neusibirien // Mém. L'acad. Imp. Sci. Sér. 7. St. Pétersbourg, 1890. T. 37. N 5. Abt. 2. P. 1—22.

Vickulin S. V., Zhilin S. G., Yakovleva O. V., Phillips R. C. Early Oligocene seagrass zosteroid leaves from the western part of the Russian plain // Бот. журн. 1995. T. 80. № 1. C. 3—10.

Zhilin S. G. History of the development of the temperate forest flora in Kazakhstan, U.S.S.R. from the Oligocene to the Early Miocene // Bot. Rev. 1989. Vol. 55. N 4. P. 205—330.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 VII 1994

SUMMARY

Johannes, or Ivan Fedorovich (his name in Russia) Schmalhausen, the famous Russian taxonomist and specialist on floristics, was also a palaeobotanist. For the short time (about ten years) he studied many palaeofloras of different ages, from the Devonian to the Quaternary. He investigated leaf- and stem-impressions and also compressions. Schmalhausen also studied the anatomy of fossil stems and leaves. Schmalhausen's sudden death in 1894 ended palaeobotanical work in the Russian Empire. (Only in the beginning of the XX century did Russia find two young palaeobotanists, M. D. Zalessky and I. V. Palibin). We can explain the very high level of Schmalhausen's palaeobotanical investigations by the influence of his teachers, the celebrated Wilhelm Schimper and Oswald Heer, and by the good scientific and intellectual atmosphere in St. Petersburg and Kiev. The fine collections of fossils on which Schmalhausen worked are now preserved in Botanical and Geological Institutions in St. Petersburg and Kiev, and new generations of palaeobotanists are continuing to study them. I. F. Schmalhausen was one of the talented investigators of fossil plants.

УДК 92 : 582(47+57) © Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 1

Н. Н. Цвелев

ВКЛАД И. Ф. ШМАЛЬГАУЗЕНА ВО ФЛОРИСТИКУ И СИСТЕМАТИКУ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

N. N. TSVELEV. THE I. F. SCHMALHAUSEN'S CONTRIBUTION TO THE FLORISTICS AND TAXONOMY OF HIGHER PLANTS

Выдающийся российский ботаник И. Ф. Шмальгаузен, несмотря на безвременную кончину (в 45 лет), успел внести значительный вклад в отечественную ботанику, работая по трем основным направлениям — морфология и анатомия растений, флористика и систематика, палеоботаника. В области флористики и систематики его основной работой является «Флора Южной и Средней России, Крыма и Северного Кавказа» (1895, 1897) — первая крупнейшая сводка по флоре Европейской России после «Flora Rossica» Ледебура. И в настоящее время не потеряла своего значения его работа «О растительных помесях». И. Ф. (отчасти совместно с Э. Л. Регелем) описано 79 новых для науки видов и 4 новых рода. В честь И. Ф. названы род *Schmalhausenia* C. Winkl. и 11 видов из других родов.

100 лет назад, в 1894 г., в возрасте всего 45 лет ушел из жизни профессор Киевского университета, член-корреспондент Российской академии наук Иван Федорович Шмальгаузен. Это был выдающийся ученый, фанатично преданный науке, внесший, несмотря на короткую жизнь, значительный вклад в отечественную ботанику. В. И. Липский (1913 : 476) характеризует его как в высокой степени добросовестного ученого, не признававшего никаких развлечений и посвящавшего науке все свое свободное время. Его научная деятельность протекала по трем основным направлениям — морфология и анатомия высших растений, флористика и систематика, палеоботаника. Здесь мы остановимся главным образом на деятельности И. Ф. как флориста и систематика.

Уже на первом курсе естественного отделения физико-математического факультета С.-Петербургского университета И. Ф., работая под руководством таких замечательных педагогов, как А. Н. Бекетов и А. С. Фаминцын, увлекся морфологией и систематикой высших растений. В 1870 г. он получил золотую медаль за работу «О последовательности образования побегов в соцветии злаков» (Шмальгаузен, 1870). Для своего времени это был, несомненно, замечательный по глубине труд. И. Ф. тщательно изучил развитие общих соцветий и многоцветковых колосков злаков и пришел к совершенно правильному выводу о том, что нижние цветковые чешуи подобно листьям вегетативных побегов, имеющие двурядное расположение, гомологичны кроющим листьям цветков (прицветники), а колосковые чешуи — кроющим листьям неразвитых цветков. Закладывающиеся 2 зачатками верхние цветковые чешуи приняты им за рудименты околоцветника, с чем согласны и некоторые современные авторы. Несоответствие между наличием у злаков только 1 плодолистика и 2—3 рылец И. Ф. пытался объяснить за счет разделения рыльца на 2 или 3 ветви подобно 3 остям на верхушке нижних цветковых чешуй у некоторых злаков (значительно позднее такой же точки зрения придерживался П. А. Смирнов).

Еще будучи студентом, в 1870 г., и в течение последующих 3 лет И. Ф. получает от С.-Петербургского общества естествоиспытателей субсидии на проведение флористических исследований в пределах С.-Петербургской губернии. Он обследовал наиболее интересные и различающиеся во флористическом отношении уезды: Петербургский и Шлиссельбургский (Карельский перешеек) — в 1870 г., Новоладожский — в 1871 г., Лужский и Гдовский — в 1872 г., Ямбургский и Петергофский — в 1873 г. Подробные списки собранных им растений публиковались в «Трудах Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей» каждый год по окончании полевого сезона (Шмальгаузен,

1871, 1872, 1873, 1874б). Просматривая эти списки, нельзя не признать, что благодаря исследованиям И. Ф. степень флористической изученности губернии возросла не менее чем в 2 раза. Впервые в пределах С.-Петербургской губернии им были найдены такие виды, как *Pulsatilla vernalis* (L.) Mill., *Dentaria bulbifera* L., *Sanicula europaea* L., *Crepis sibirica* L., *Spergula morisonii* Boreau, *Centaurium littorale* (D. Turner) Gilmour, *Lamium maculatum* (L.) L., *Ruppia maritima* L., *Najas marina* L., *Carex flacca* Schreb., *C. hostiana* DC., *Cyperus fuscus* L. и др. Было подтверждено присутствие в губернии еще целого ряда очень редких видов, в том числе *Botrychium virginianum* (L.) Sw. (6 местонахождений), *Ranunculus bulbosus* L., *Carex paniculata* L., *C. glareosa* Wahlenb., *C. sylvatica* Huds. и многих других.

В 1871 г. после окончания университета И. Ф. был оставлен еще на 2 года при кафедре для подготовки к званию профессора. К этому времени он, по-видимому, уже стал лучшим знатоком флоры С.-Петербургской губернии и мог бы защитить диссертацию по этой теме, однако основным специалистом по флоре губернии тогда считался К. Мейнсхаузен, возможно, уже работавший над составлением сводки «Flora ingrica» (Meinshausen, 1878). Вероятно, поэтому диссертация И. Ф. на соискание ученой степени магистра получила название «О растительных помесях»; она была опубликована сначала на русском (Шмальгаузен, 1874а), а затем на немецком (Schmalhausen, 1875) языках. Эта работа и теперь представляет большой интерес. Прежде всего в ней тщательно изучены все наиболее часто встречающиеся в С.-Петербургской губернии гибриды в родах *Pulsatilla, Anemone, Ranunculus, Batrachium, Nuphar, Nymphaea, Viola, Drosera, Rosa, Potentilla, Geum, Epilobium, Galium, Crisium, Arctium, Centaurea, Hieracium, Verbascum, Lamium, Rumex, Betula, Salix, Epipactis, Carex, Alopecurus, Calamagrostis*. И. Ф. особенно интересовали степень фертильности гибридов и возможность судить о ней по развитию пыльцы. Особенно подробно им были изучены гибриды встречающегося лишь в окрестностях Ивангорода *Ranunculus bulbosus* с *R. polyanthemos* L.: плодики этих видов и их гибрида проращивались, и у них изучалось развитие клубневидного утолщения у основания стеблей, характерного для *R. bulbosus*. Исследуя гибриды в роде *Epilobium*, И. Ф. впервые отметил большое значение для систематики этого рода различий в побегах возобновления.

Хотя в то время господствовало представление о гибридах как о случайных формах, не имеющих никакого эволюционного значения, И. Ф. высказывает другую точку зрения на эволюционное значение гибридизации, впоследствии независимо развиваемую G. Stebbins, согласно которой основное значение для эволюции имеет не столько частота появления удачных гибридных комбинаций, сколько их перспективность по сравнению с другими, негибридогенными филумами. В доказательство этого можно привести ряд цитат из работы И. Ф.: «Если помесь в культуре не становится постоянной, то из этого еще не следует, чтобы и в природе она не могла приобрести постоянства» (Шмальгаузен, 1874а : 106). И далее: «После работ Дарвина и Негели стало очень вероятным, что скрещивание есть один из путей при образовании новых видов в природе... Точно так же и помеси: многие из них пропадут и не дадут начала новым формам, но другие окажутся снабженными такими особенностями, которые доставят им преимущество перед другими близкими формами... Если такая форма помеси одержит верх над другими близкими формами, то, вероятно, ее особенности при посредстве естественного отбора будут усиливаться до того, что в некоторых случаях будет даже трудно узнать родоначальника или соответствующие коренные формы» (1874а : 107).

Для нас особенно интересен тот факт (и это уже отмечалось в литературе: Гайсинович, 1965), что И. Ф., работая с гибридами, не оставил без внимания опубликованную в 1865 г., но позднее на долгое время всеми забытую работу Г. Менделя «Опыты над растительными помесями» (Mendel, 1865), и впервые

познакомил с нею русских читателей. Он был одним из первых ученых (а может быть, и первым?), кто высоко оценил эту работу. И. Ф. писал: «Я считаю ... нужным указать на эту статью, потому что метод автора и способ выражать свои результаты в формулах заслуживают полного внимания и должны быть дальше разработаны... Задача автора: определить с математической точностью число возникающих от гибридного опыления форм и количественное соотношение этих форм» (Шмальгаузен, 1874а : 25—26). Далее, после краткого изложения опытов Менделя он отмечает, что подобные опыты с сортами кукурузы были проведены позднее и известным специалистом по культивируемым растениям Ф. Кернике, «но, к сожалению, он не следует методу, столь превосходно примененному Менделем, и не дает числовые выводы».

После успешной защиты магистерской диссертации И. Ф. был командирован на 2 года в Западную Европу для продолжения образования. Сначала он работал в Страсбурге, занимаясь анатомией растений у A. De Bary и палеоботаникой у W. Schimper, а затем в Цюрихе у известного палеоботаника O. Heer. Под руководством De Bary им была осуществлена и позднее опубликована работа «Исследование над развитием млечных вместилищ растений» (Шмальгаузен, 1877), за которую ему была присуждена ученая степень доктора ботаники. Эта очень основательная работа может быть оценена по заслугам лишь специалистами в области анатомии растений. Однако стоит отметить, что в ней И. Ф., по-видимому, впервые указал на наличие существенных различий в строении млечников у двух групп семейств — *Euphorbiaceae, Apocynaceae* и *Asclepiadaceae*, с одной стороны, и *Asteraceae, Campanulaceae* и *Papaveraceae* — с другой. У первой группы семейств уже на самых ранних стадиях развития зародыша формируются млечные клетки, образующие выросты, от которых берут начало ветвящиеся млечные трубочки, пронизывающие тело взрослого растения. У семейств второй группы млечные сосуды развиваются из рядов клеток первичной меристемы и камбия на последних стадиях развития зародыша и позднее.

Вернувшись в Россию, И. Ф. принимает участие в обработке Э. Л. Регелем обширных туркестанских коллекций, поступивших в С.-Петербургский гербарий. Результаты этой обработки были опубликованы (Regel, Schmalhausen, 1877, 1878) и явились весьма ценным вкладом в изучение богатейшей флоры Средней Азии. Здесь были описаны 64 новых для науки вида сосудистых растений из 48 родов, причем 4 рода (*Trichanthemis* из сложноцветных, *Albertia* из зонтичных и 2 рода, все еще включаемых в явно гетерогенный род *Astragalus*) также были описаны как новые. Здесь же были даны краткие обзоры *Carum, Ferula, Cachris, Lonicera* и некоторых других родов. По свидетельству Липского (1913 : 475), основная работа по определению и описанию новых видов и родов была осуществлена И. Ф.

В 1878 г. И. Ф. получил приглашение перейти в Киевский университет на должность профессора кафедры морфологии и систематики растений и принял его. Он активно занялся изучением флоры Киевской губернии (Шмальгаузен, 1881) и других губерний Украины; одновременно он обработал и систематизировал хранившиеся в Гербарии Киевского университета обширные материалы таких коллекторов, как В. Г. Бессер, А. Л. Андржиевский, Э. Р. Траутфеттер, В. М. Черняев, А. С. Рогович и др. В результате этой деятельности в 1886 г. была издана сводка «Флора юго-западной России», получившая специальную премию Киевского общества испытателей природы и очень высоко оцененная современниками. В дальнейшем И. Ф. вносил в эту книгу многочисленные дополнения и исправления, постепенно расширяя охватываемую ею территорию. Таким образом была создана первая крупная флористическая сводка по Европейской России — «Флора Южной и Средней России, Крыма и Северного Кавказа» (Шмальгаузен, 1895, 1897), позднее ставшая одной из основ для составления капитальной сводки «Флора СССР».

Двухтомная «Флора Южной и Средней России...» была тщательно подготовлена для печати самим И. Ф., который, однако, успел просмотреть лишь первые листы корректуры первого тома, так как в апреле 1894 г. внезапно тяжело заболел и умер. Труд по изданию остальной части «Флоры» взяли на себя профессор Киевского университета О. В. Баранецкий и лаборант кафедры И. К. Бордзиловский. «Флорой» была охвачена значительная территория — от С.-Петербургской губернии, Среднего Поволжья и Южного Урала до Бессарабии, Крыма и Северного Кавказа включительно. Все описания растений и ключи для их определения вполне оригинальны. Особое внимание И. Ф. уделял ключам для определения семейств, родов и видов, и они действительно превосходны. Во многих более сложных родах, кроме основного ключа для определения видов в начале обработки, имеется еще дополнительный ключ, разделяющий приведенные виды на группы с определенными признаками.

Возможно, под влиянием немецких флористических работ того времени во «Флоре» принята концепция очень широких родов и видов. И. Ф. объясняет это в предисловии к «Флоре юго-западной России» желанием облегчить труд определения растений начинающих ботаников, для которых более понятны хорошо отличающиеся друг от друга роды и виды. Так, в род *Chrysanthemum* s. l. им включены не только роды *Tanacetum*, *Pyrethrum*, но и роды *Leucanthemum, Matricaria, Tripleurospermum* (Шмальгаузен, 1897 : 66). Также в целях удобства И. Ф. сохранил в своей «Флоре» устаревшую к тому времени систему А. Декандолля, отметив при этом, что новая усовершенствованная система (вероятно, А. Энглера) все равно в ближайшее время будет подвергнута новым изменениям. Из внутривидовых таксонов И. Ф. широко пользовался термином «разновидность», но его разновидности очень часто соответствовали принятым в настоящее время видам (например, *Dryopteris dilatata* отнесен в качестве разновидности к *D. carthusiana*, а *Stipa pulcherrima* — к *S. pennata*, правда, под другими названиями). Категория подвида применялась им крайне редко.

К сожалению, широкое использование И. Ф. ранга разновидности для таксонов, признаваемых в настоящее время за виды или подвиды, в тщательно выполненных таксономических исследованиях (например, по водным лютикам *Batrachium* в С.-Петербургской губернии или по шиповникам *Rosa* в окр. Киева) несколько снизило их ценность, поскольку многие растения, соответствующие разновидностям И. Ф., описывались последующими авторами в ранге видов без учета названий И. Ф.

В предисловии к «Флоре» (Шмальгаузен, 1895 : IX) И. Ф. отмечал, что он намеревался еще в большей степени ее дополнить и расширить, однако «повод к изданию дало обстоятельство, лишившее автора возможности пользоваться весьма ценной коллекцией растений из Северного Кавказа». Разгадать смысл этих слов нелегко, однако можно предположить, что публикация 15 новых для науки видов растений с Кавказа, осуществленная Шмальгаузеном (Schmalhausen, 1892) отчасти по сборам Липского (тогда ассистента И. Ф. на кафедре), вызвала некоторое недовольство Липского (а может быть, и других коллекторов), вероятно, из-за желания Липского в дальнейшем самому основательно заняться флорой Кавказа. Может быть, поэтому в статье Липского (1894) о новых находках на Северном Кавказе, опубликованной после смерти И. Ф., несколько страниц посвящено доказательствам того, что описанный И. Ф. с Кавказа вид *Stipa caucasica* является ничем иным, как давно известным в Средней Азии и на Алтае видом *S. orientalis*. Однако в этом вопросе прав оказался все же И. Ф., и его *S. caucasica* в настоящее время признан не только самостоятельным видом, но и видом, принадлежащим совсем к другой секции рода, чем *S. orientalis*.

В честь И. Ф. назван род *Schmalhausenia* C. Winkl. из семейства сложноцветных и многие виды (см.: Жилин, Иконников, 1995).

Очень высоко оценивая в целом научную деятельность Шмальгаузена И. Ф., в заключение приведем слова другого выдающегося русского ботаника С. И. Коржинского, сказанные им на заседании физико-математического отделения Российской академии наук 27 апреля 1894 г. по поводу безвременной кончины И. Ф.: «Эта тяжелая утрата поразила всех, кому дороги интересы науки, тем более что смерть унесла его неожиданно среди самого разгара научной деятельности... Острое чувство боли возбуждают в нас те утраты, когда смерть как бы случайно похищает человека, полного сил и в самом расцвете его деятельности, пресекая внезапно все планы и работы, отнимая у человечества героев науки и труда прежде, чем они успели сказать свое последнее слово» (Коржинский, 1894 : 3). К сожалению, эти слова можно отнести и к самому С. И. Коржинскому, умершему еще более молодым, чем Шмальгаузен, — в 39 лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гайсинович А. Е. Первое изложение работы Г. Менделя в России (И. Ф. Шмальгаузен, 1874) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 4. С. 22—24.

Жилин С. Г., Иконников С. С. Таксоны, названные в честь И. Ф. Шмальгаузена // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 1. С. 123—127.

Коржинский С. И. Памяти И. Ф. Шмальгаузена // Изв. Имп. академии наук. 1894. Сер. 5. Т. 1. С. 3—6.

Липский В. И. Биографии и литературная деятельность ботаников и лиц, соприкасавшихся с Императорским ботаническим садом // Императорский Санкт-Петербургский ботанический сад за 200 лет его существования. 1913. Ч. 3. С. 2—536.

Липский В. И. Новости флоры Кавказа // Тр. Петерб. бот. сада. 1894. Т. 13. Вып. 2. С. 273—362.

Шмальгаузен И. О последовательности образования побегов в соцветии злаков // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоисп. 1870. Т. 1. Вып. 1. С. 161—187.

Шмальгаузен И. Отчет об экскурсиях по уездам Петербургскому и Шлиссельбургскому // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоисп. 1871. Т. 2. Вып. 1. С. 139—155.

Шмальгаузен И. Отчет об экскурсиях по Новоладожскому уезду // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоисп. 1872. Т. 3. С. 86—164.

Шмальгаузен И. Список растений, собранных в Лужском и Гдовском уездах // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоисп. 1873. Т. 4. Вып. 2. С. 1—58.

Шмальгаузен И. О растительных помесях // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоисп. 1874а. Т. 5. Вып. 1. С. 78—190.

Шмальгаузен И. Список растениям, собранным в Ямбургском и Петергофском уездах // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоисп. 1874б. Т. 5. Вып. 2. С. 33—1112.

Шмальгаузен И. Исследование над развитием млечных вместилищ растений // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоисп. 1877. Т. 8. С. 1—50.

Шмальгаузен И. О нескольких найденных впервые около Киева видах растений // Зап. Киевск. о-ва естествоисп. 1881. Т. 6. Вып. 2. С. 71.

Шмальгаузен И. Флора юго-западной России. Киев, 1886. 783 с.

Шмальгаузен И. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Киев, 1895. Т. 1. 468 с.; 1897. Т. 2. 742 с.

Meinshausen K. F. Flora ingrica. St. Petersburg, 1878. 512 S.

Mendel G. Versuche über Pflanzenhybriden // Verhandl. Naturforsch. Ver. Brünn. 1865. Bd 4. S. 3—47.

Regel E., Schmalhausen J. Plantae regiones turkestanicas incolentes secundum specimina sicca // Acta Horti Petropol. 1877. T. 5. H. 1. S. 217—261; 1878. T. 5. H. 2. S. 577—620.

Schmalhausen J. Aufzählung der in Gouvernement von St. Petersburg vorkommenden Bastard- und Zwischenformen // Bot. Zeit. 1875. S. 537—540, 553—560, 569—578.

Schmalhausen J. Neue Pflanzenarten aus dem Kaukasus // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1892. Jahrg. 10. S. 284—294.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 V 1994

SUMMARY

The outstanding Russian botanist I. F. Schmalhausen contributed greatly to the botany by working in 3 basic fields: morphology and anatomy of plants, floristics and taxonomy and palaeobotany. His main and the most wide-known work, «Flora of South and Middle Russia, Crimea and North Caucasus» (1895, 1897) was the first synopsis on the flora of European Russia after Ledebour's «Flora Rossica». Until now, his work «On the plant hybrids» (1874) did not loose its importance, it contains notes on the evolutionary significance of hybridization processes. Schmalhausen was one of the first, who paid attention to works by G. Mendel and introduced their results to Russian readers. The anatomical work by Schmalhausen devoted to development of latex vessels in plants (1877), being his dessertation for promoting Doctor of Botany, was very valuable for its time. Schmalhausen partly together with E. Regel, described 79 new species and 4 new genera, mainly from Central Asia.

УДК 582.893

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 1

В. М. Виноградова

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РОДЕ *GRAMMOSCIADIUM* И СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ *FUERNRHORIA SETIFOLIA* (*APIACEAE*)

V. M. VINOGRADOVA. THE NEW DATA ON THE GENUS *GRAMMOSCIADIUM* AND THE SYSTEMATIC POSITION OF *FUERNRHORIA SETIFOLIA* (*APIACEAE*)

Частично пересмотрена и дополнена система рода *Grammosciadium*, где для вида *G. confertum* выделена новая секция *Heterocarpum*, а разновидность возведена в ранг вида *G. schischkinii*. Предложено исключить род *Fuernrhoria* из трибы *Coriandreae* и поместить его в трибу *Apieae* рядом с близкородственным ему родом *Grammosciadium*.

Решающий критерий в систематике зонтичных — морфолого-анатомические признаки плодов. Именно на этих признаках нами построена система рода *Grammosciadium* (Tamamschian, Vinogradova, 1969). Уже после выхода в свет вышеназванной работы был описан новый вид этого рода — *G. confertum* (Hedge et al., 1971). Для уточнения систематического положения *G. confertum*, а также сходного по морфологическому облику с видами *Grammosciadium* монотипного рода *Fuernrhoria* мы предприняли морфолого-анатомическое исследование плодов этих растений. Полученные результаты дали нам возможность пересмотреть систему рода *Grammosciadium* и определить систематическое положение и родственные связи *Fuernrhoria setifolia*.

Род *Grammosciadium* DC.

Система рода *Grammosciadium* DC., опубликованная нами ранее (Tamamschian, Vinogradova, 1969, 1970), оказалась неполной. В нее не попал вид *G. confertum* Hub.-Mor. et Lamond, который был описан позднее с территории Турции (Hedge et al., 1971). Этот вид примечателен скученными лучами центрального зонтика и асимметричными мерикарпиями. Авторы вида, хотя и отнесли его к роду *Grammosciadium*, все же отметили, что необходим дополнительный гербарный материал с цветками и прикорневыми листьями для полного описания этого вида и подтверждения правильности помещения его в этот род. Изучив немногочисленные гербарные образцы нового вида в стадии плодоношения, присланные из г. Эдинбурга, я убедилась в бесспорной принадлежности *G. confertum* к роду *Grammosciadium*. *G. confertum* — тра-

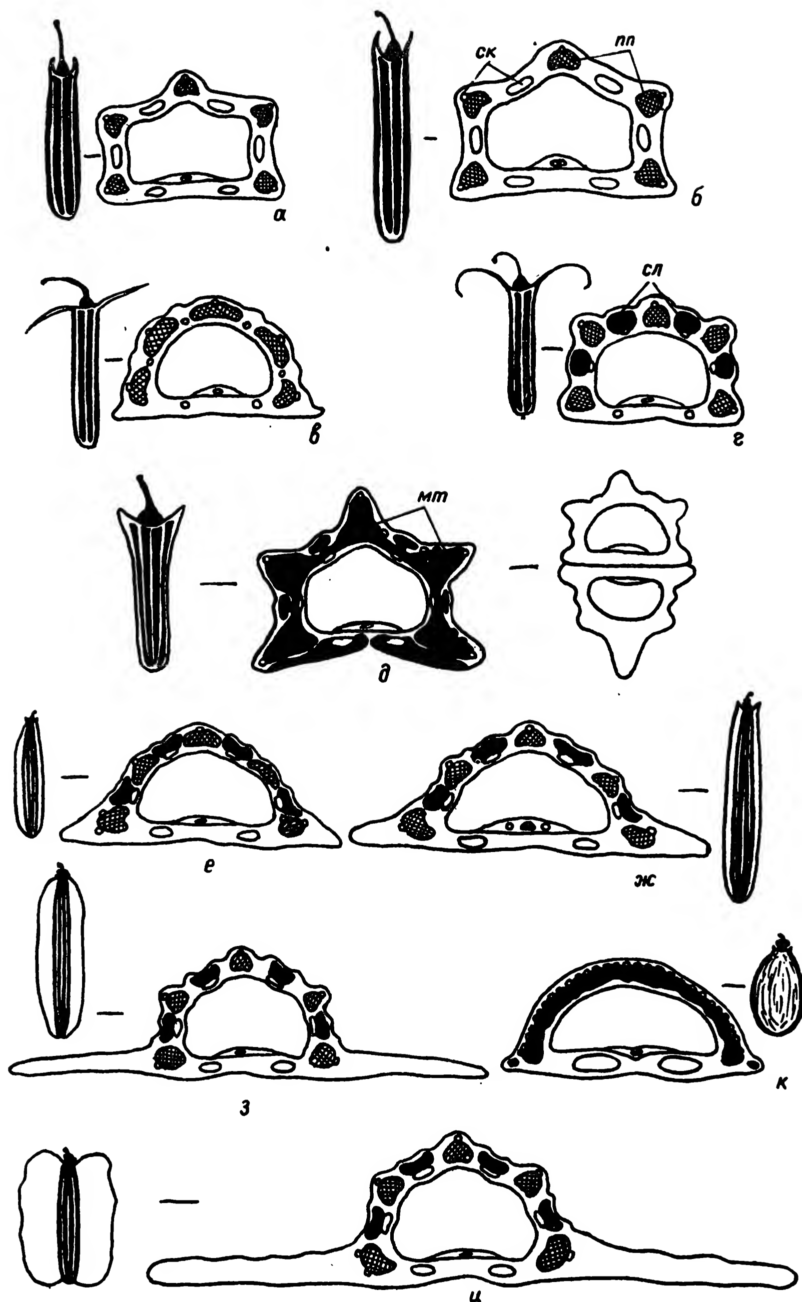


Рис. 1. Схемы мерикарпиев и их поперечных срезов видов рода *Grammosciadium* (*а—и*) и *Fuernrhoria setifolia* (*к*).

а — *G. daucoides*; *б* — *G. scabridum*; *в* — *G. macrodon*; *г* — *G. cornutum*; *д* — *G. confertum*; *е* — *G. haussknechtii*; *ж* — *G. platycarpum*; *з* — *G. pterocarpum*; *и* — *G. schischkinii*. *мт* — механическая ткань, *пп* — проводящие пучки, *ск* — секреторные канальцы, *сл* — склеренхима ложбинок.

вянистый двулетник, стеблевые листья которого многократно рассечены на нитевидные доли и снабжены такими же трилистниками. Обертка и оберточка состоят из подобных же нитевидных простых и рассеченных листочков. Таким

образом, по морфологическим признакам данный вид не отличается от остальных видов этого рода. Как было установлено ранее (Тамамшян, Виноградова, 1969), по облику и вегетативной сфере, а также по признакам соцветий виды рода *Grammosciadium* различаются с большим трудом. Однако для большинства видов характерен полиморфизм внешнего и внутреннего строения плода, что послужило поводом для разделения этого рода на 2 (Stapf, 1886; Козо-Полянский, 1914; Бордзиловский, 1915 : 96; Шишкин, 1923).

Плоды *G. confertum* по своему внешнему и внутреннему строению настолько отличаются от плодов остальных видов рода *Grammosciadium*, что этот вид вполне можно было бы выделить в 3-й самостоятельный род, если не знать строения плодов других видов. Мерикарпии *G. confertum* бескрылые, с сильно выступающими первичными ребрами, часто асимметричные (во внутренних мерикарпиях иногда развиваются только 3 ребра, в наружных — 5), со слабо намечающимися вторичными ребрами и мелкими ложбиночными секреторными канальцами в них. Если принять во внимание вышеназванные признаки мерикарпиев и остротреугольные зубцы чашечки, то *G. confertum* можно поместить в подрод *Grammosciadium*. Однако совершенно из ряда вон выходящим является тот факт, что в зрелых мерикарпиях этого вида одревесневшие проводящие пучки и, по-видимому, склеренхима ложбинок сливаются в сплошное полукольцо одревесневших тканей. Грибообразные выступы склеренхимы ложбинок (рис. 1, *д*) как бы сдавлены реберными проводящими пучками. В ложбинках видны небольшие одиночные секреторные канальцы, а еще более мелкие канальцы по 1 или 2—3 разбросаны над одревесневшими тканями. К сожалению, на гербарных образцах *G. confertum* нет молодых плодов, на срезах которых мы могли бы проследить, какие ткани здесь одревесневают. Мы делаем лишь предположение, что в ложбинках мерикарпиев одревесневает склеренхимная ткань, подобно тому как это происходит у всех видов подрода *Caropodium*; и хотя сплошного одревесневшего полукольца у них нет, тенденция в этому заметна, например, у вида *G. haussknechtii* Boiss., в мерикарпиях которого одревесневшие проводящие пучки почти сливаются со склеренхимой ложбинок (рис. 1, *е*). Одревеснение тканей ложбинок плода свойственно не только видам подрода *Caropodium*, но и виду *G. cornutum* (Nabel.) C. C. Townsend (рис. 1, *г*) из подрода *Grammosciadium*, т. е. этот признак характеризует оба подрода.

Учитывая особенности вида *G. confertum* (скученные лучи центрального зонтика, асимметричные мерикарпии и сплошное полукольцо механической ткани в зрелых мерикарпиях), мы выделяем его в отдельную секцию *Heterocarpum* подрода *Grammosciadium* и считаем промежуточным звеном между 2 подродами. Одновременно с описанием новой секции, которое приводится далее, мы вносим еще одно изменение в систему рода *Grammosciadium*. В свое время нами была описана разновидность *Caropodium pterocarpum* (Boiss.) Schischk. var. *schischkinii* V. Vinogr. et Tamamsch. (Tamamschian, 1968). Мы считаем, что эта разновидность заслуживает ранга вида рода *Grammosciadium*, так как она отличается от *Caropodium pterocarpum* не только более широкими и волнистыми крылатыми боковыми ребрами (2.5—3.5, а не 1.5—2 мм шир.), но и меньшим числом зрелых плодов в зонтичке (1—4, а не 4—13) и короткими плодоножками (2—3, а не 3—9 мм дл.). *Grammosciadium schischkinii* — столь же редкий эндемичный вид для Турции, как и *G. haussknechtii*. Авторы обработки рода *Grammosciadium* во «Флоре Турции» (Hedge, Lamond, 1972) не признают самостоятельности 2 вышеназванных видов и относят их в синонимы к виду *G. pterocarpum* Boiss., с чем мы никак не можем согласиться.

Далее приводим систему рода *Grammosciadium*, в которой представлено 9 видов, а не 7 видов и 1 разновидность, как предполагалось нами ранее (Виноградова, 1971).

Grammosciadium DC.

Subgen. *Grammosciadium*

Sect. 1. *Grammosciadium*: 1. *G. daucoides* DC.; 2. *G. scabridium* Boiss.

Sect. 2. *Macrodon* K.-Pol.: 3. *G. macrodon* Boiss.

Sect. 3. *Ceratodon* Tamamsch. et V. Vinogr.: 4. *C. cornutum* (Nabel.) C. C. Townsend.

Sect. 4. Heterocarpum V. Vinogr. sect. nov. — Radii umbellae centrales confertae, incrassatae; pedunculus deficiens. Mericarpii non alati, assymetrici. Fasciculi conductorii jugorum et sclerenchyma valleculare sese confluentes (typus: *G. confertum* Hub.-Mor. et Lamond): 5. *G. confertum* Hub.-Mor. et Lamond.

Subgen. *Caropodium* (Stapf et Wettst.) Tamamsch. et V. Vinogr.

Sect. 5. *Caropodium*: 6. *G. platycarpum* Boiss. et Hausskn.

Sect. 6. *Stenodiptera* (K.-Pol.) Tamamsch. et V. Vinogr.: 7. *G. haussknechtii* Boiss.; 8. *G. pterocarpum* Boiss.; **9. G. schischkinii (V. Vinogr. et Tamamsch.) V. Vinogr. comb. et stat. nov.** — *Caropodium pterocarpum* (Boiss.) Schischk. var. *schischkinii* V. Vinogr. et Tamamsch. 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 203. — *Grammosciadium pterocarpum* Boiss. var. *schischkinii* (V. Vinogr. et Tamamsch.) Tamamsch. et V. Vinogr. 1969, Taxon, 18, 5 : 547, nom. invalid (sine basionymo).

По внешнеморфологическим признакам мерикарпиев виды рода *Grammosciadium* распадаются на 2 группы (рис. 1), которые в свое время обозначил еще E. Boissier (1872). К 1-й группе относятся виды, плоды которых имеют длинные зубцы чашечки и выступающие некрылатые ребра; во 2-й группе плоды несут едва заметные зубцы чашечки и крылатые маргинальные ребра. При этом признаки длины чашечных зубцов и ширины крыльев связаны между собой постепенными переходами.

При построении системы рода *Grammosciadium* эти 2 группы видов мы выделили в качестве 2 подродов (Tamamschian, Vinogradova, 1969). В подроде *Caropodium* мерикарпии 4 составляющих его видов различаются шириной маргинальных крыльев, но они идентичны по составу гистологических элементов (на поперечных срезах хорошо видна склеренхимная ткань в ложбинках), по величине мелких реберных и более крупных ложбиночных секреторных канальцев. Существенные различия в строении мерикарпиев характерны для видов подрода *Grammosciadium*. Здесь встречаются крупные (*G. daucoides, G. scabridum*) и мелкие (*G. macrodon, G. cornutum*) ложбиночные и комиссуральные секреторные канальцы, имеется (*G. cornutum*) или отсутствует (*G. daucoides, G. scabridum, G. macrodon*) склеренхимная ткань в ложбинках. Мерикарпии *G. confertum* несут сплошное полукольцо одревесневших тканей в перикарпе и сильно выступающие первичные ребра, чего нет ни у одного из видов рода *Grammosciadium*. Именно по этому признаку вид *G. confertum* столь сильно обособлен от остальных видов подрода *Grammosciadium*, что, на первый взгляд, его можно было бы выделить в отдельный род, чего, по моему мнению, делать не следует. На примере рода *Grammosciadium* мы сталкиваемся с центральной проблемой зонтичных — проблемой рода. Все семейство зонтичных можно было бы разбить на множество мелких родов или объединить в более обширные комплексы. Но, как правильно заметил В. Н. Тихомиров (1977 : 25), подобные решения «пока еще в большей степени зависят от индивидуальных склонностей и вкуса того или иного исследователя».

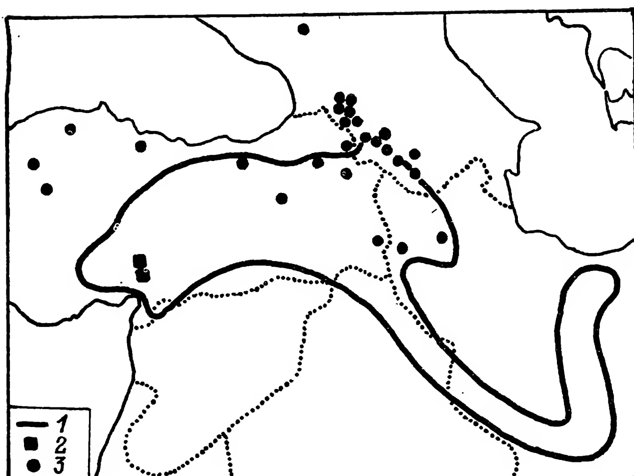


Рис. 2. Ареалы рода *Grammosciadium* (*1*), видов *G. confertum* (*2*) и *Fuernrhoria setifolia* (*3*).

Общий признак для мерикарпиев всех видов рода *Grammosciadium* — мелкие секреторные канальцы над проводящими пучками. Остальные признаки являются переходными между 2 подродами. К ним относятся полулунной формы эндосперм, крупные ложбиночные и комиссуральные секреторные канальцы, овально-треугольной или бобовидной формы (вытянутые в тангентальном направлении) проводящие пучки, тенденция к образованию вторичных ребер. Склеренхимная ткань в ложбинках плода, как уже упоминалось, есть у представителей того и другого подродов. Именно по наличию склеренхимы в ложбинках плода виды *G. cornutum* и *G. confertum* можно считать промежуточным звеном между 2 подродами.

Из приведенного обзора явствует, что плоды видов исследуемого рода связаны между собой постепенными переходами, вследствие чего невозможно выделить другие роды в пределах одной естественной группы. Мы принимаем род *Grammosciadium* в его первоначальном объеме, установленном Boissier (1872). И хотя со времен G. Hoffmann (1816), C. Koch (1824) и P. De Candolle (1829) и до настоящего времени основой таксономии на уровне рода является карпоанатомия этого семейства, мы используем столь изменчивые признаки плода у рода *Grammosciadium* на подродовом и секционном уровнях. Американские сциадографы M. Mathias и L. Constance (1951) вполне допускают возможность наличия в одном роде «карпологических видов», которые морфологически идентичны. Именно к таким видам относятся представители рода *Grammosciadium*. Единство этого рода подтверждается однородностью вегетативных структур и признаком соцветий, а также палинологическими (Алешина, Виноградова, 1971) и географическими (Виноградова, 1970) данными.

Естественность рода *Grammosciadium* подтверждается его географическим распространением (рис. 2). Эндемичный для гор Передней Азии, он произрастает в Турции, Иране, Ираке, Южном Закавказье и приурочен к дубовым и можжевеловым редколесьям сухих склонов гор на высотах 800—2900 м над ур. м.

Наибольшее число видов рода (7 из 9) сосредоточено в горных системах Восточной Турции. По-видимому, Малая Азия является центром происхождения рода, совпадающим с центром его видообразования. Центры видообразования этого молодого рода связаны с отдельными горными массивами. Например, эндемичные виды *G. haussknechtii* и *G. schischkinii* найдены только по 1 разу: первый — на горе Соф-даг в Сирии, а второй — в окр. г. Санджана в Турецкой

Армении. Для *G. confertum* известны два близких друг другу места сбора в горах Южной Турции (рис. 2); столь же редки произрастающие в горах Юго-Восточной Турции виды *G. macrodon* и *G. cornutum*. Наиболее широко распространенные виды этого рода *G. daucoides, G. pterocarpum, G. platycarpum* и *G. scabridum*, бесспорно, по отрогам гор Малой Азии проникли в горы Армении, Ирана, Ирака. Как отмечал Е. Вульф (1944 : 185), «горные системы Малой Азии на востоке непосредственно связаны с возвышенностями Армении, а через их посредство с возвышенностями Ирана, отроги этих гор проникают также в пределы северной Сирии».

При поразительном сходстве внешнего облика зонтичные имеют богатое карпологическое разнообразие. Каждый род имеет свой набор признаков плода, используемый при построении его системы. Здесь уместно сопоставить переднеазиатский род *Grammosciadium* (9 видов) со средиземноморским родом *Trinia* Hoffm. (10 видов), так как видам этих родов свойственна однородность вегетативных структур при заметной изменчивости генеративных.

Плоды видов рода *Trinia* не имеют крылатых маргинальных ребер и зубцов чашечки, так характерных для некоторых видов рода *Grammosciadium*; они различаются по длине и толщине плодоножек, наличию или отсутствию вторичных ребер. На основании последнего признака Н. М. Федорончук (1983) разделил род *Trinia* на 2 подрода. Плодам рода *Trinia* свойственны крупные реберные секреторные канальцы и сильно выступающие первичные ребра. Подобные же крупные реберные секреторные канальцы и более расширенные или утолщенные первичные ребра присущи плодам видов родов *Rumia* Hoffm. и *Ledebouriella* H. Wolff. Эти 2 рода были выделены как самостоятельные из рода *Trinia* на основании иного строения плодов, хотя морфологический облик растений всех вышеназванных родов весьма сходен. Если подробно изучить плоды видов этих родов, то окажется, что они имеют гораздо меньше различий, чем плоды видов рода *Grammosciadium*. На мой взгляд, если признавать роды *Rumia* и *Ledebouriella*, то из рода *Grammosciadium* с большим основанием можно было бы выделить род *Caropodium* и ряд более мелких родов. В данном случае я склонна придерживаться точки зрения Т. Tutin (1968 : 351), который включил *Rumia crithmifolia* (Willd.) K.-Pol. в состав рода *Trinia*.

Что касается положения рода *Grammosciadium* в системе семейства зонтичных, то большинство систематиков вслед за De Candolle (1830) помещали этот род в трибу *Scandiceae* DC. (Ledebour, 1844; Boissier, 1872; Calestani, 1905; Шишкин, 1950; Меницкий, 1991). O. Drude (1897—1898), признававший 2 рода — *Caropodium* и *Grammosciadium*, относил их к разным трибам — *Ammineae* и *Scandiceae* соответственно. Тот факт, что Drude помещал виды рода *Grammosciadium* в разные трибы, свидетельствует о том, что место этой группы в семействе зонтичных трудно определить. С подобной же трудностью столкнулся и Б. М. Козо-Полянский (1914, 1915; Kozo-Poljansky, 1915), который то исключал род из трибы *Scandiceae*, то вновь включал в нее.

Ранее мы (Тамамшян, Виноградова, 1969) также считали род *Grammosciadium* промежуточным звеном между трибами *Caucalideae* и *Scandiceae*, а позднее (Виноградова, 1971) рассматривали его в составе трибы *Ammineae* Koch рядом с родом *Carum* L. Последней точки зрения мы придерживаемся и в настоящее время. Мы не склонны оставлять род *Grammosciadium* в трибе *Scandiceae*, так как он является здесь единственным (за исключением рода *Orlaya* Hoffm.) родом, плоды которого имеют ортоспермный тип эндосперма, а на комиссуральной стороне в паренхимных тканях у них нет кристаллов оксалата кальция. Остальные представители этой трибы (роды *Chaerophyllum* L., *Anthriscus* Pers.) имеют эндосперм кампилоспермного типа и кристаллы оксалата кальция на комиссуре перикарпия. Как правило, даже в пределах одного рода зонтичных одновременно не встречаются плоды с орто- и кампилоспермным типами эндосперма. На уровне трибы *Scandiceae*

признаку кампилоспермии, на мой взгляд, следует придавать главенствующую роль.

В то же время изменение формы эндосперма от пентагональной к полулунной в пределах одного рода, по моему убеждению, не может служить критерием как для выделения нового рода, так и для помещения видов одного рода в разные трибы. В подроде *Grammosciadium* мы встречаем мерикарпии как с пентагональной (*G. daucoides* и *G. scabridum*), так и с полулунной (*G. cornutum, G. macrodon, G. confertum*) формами эндосперма; однако для всех видов подрода *Caropodium* характерен эндосперм полулунной формы.

Для подтверждения моего предположения можно привести пример с американским родом *Taenidia* Drude. Монотипный род *Taenidia* (плоды бескрылые, слегка сплюснутые с боков) был помещен Drude (1897—1898) в трибу *Apieae*, а позже описанный монотипный род *Pseudotaenidia* Mackenzie (плоды крылатые, сплюснутые со спинки) отнесен автором рода в трибу *Peucedaneae* (Mackenzie, 1903). A. Cronquist (1982), изучивший эти роды, не нашел никаких существенных различий между ними по строению плодов и включил *Pseudotaenidia montana* Mackenzie в род *Taenidia*.

Род *Fuernrhoria* K. Koch

Вид *Fuernrhoria setifolia* K. Koch заинтересовал нас еще в 1965 г., когда мы увидели его растущим в изобилии вместе с *Grammosciadium daucoides* DC. вдоль горной дороги на Сисианском перевале в Армении. Сначала мы приняли этот вид за *G. daucoides*, так как он ничем не отличался от него по морфологическому облику (рассеченные на нитевидные сегменты листья с прилистниками и подобные им листочки обертки и оберточки). Однако эллиптические плоды *Fuernrhoria setifolia* хорошо отличались от цилиндрических плодов *Grammosciadium daucoides*. В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) хранится много сборов этого растения с Кавказа, из Турции и один образец из Ирана. Для флоры Ирана (Hedge, Lamond, 1987 : 162) указан лишь один пункт сбора *Fuernrhoria setifolia*. Еще ранее мною (Виноградова, 1970) было обнаружено другое место произрастания этого вида в Иране: гербарный образец под № 613 «Ssahend bei Schach-Jordi» (LE) был ошибочно определен как *Grammosciadium daucoides*. Здесь приводится точечный ареал вида *Fuernrhoria setifolia* (рис. 2) на фоне контурного ареала рода *Grammosciadium*. Как уже ранее упоминалось, *Fuernrhoria setifolia* часто произрастает в одной ассоциации с видом *Grammosciadium daucoides*, с которым не имеет близкого родства, но никогда не растет вместе с видом *G. pterocarpum*, о родственных связях с которым следует сказать более подробно. Изучая плоды *Fuernrhoria setifolia*, мы обратили внимание на то, что по строению стилодиев, подстолбия и мелких, почти незаметных зубцов чашечки плоды этого вида более всего напоминают плоды *Grammosciadium pterocarpum*, хотя у *Fuernrhoria setifolia* они грушевидной, а не цилиндрической формы, совершенно гладкие и не имеют широких крыльев и выступающих ребер, как у *Grammosciadium pterocarpum* (рис. 1, *з*). На поперечном срезе полулунного мерикарпия *Fuernrhoria setifolia* (рис. 1, *к*) выделяется сплошное полукольцо механической ткани, а снаружи от нее циклически разбросаны мелкие секреторные канальцы, напоминающие таковые у *Grammosciadium confertum*. Два крупных секреторных канальца на комиссуре подобны таким же канальцам у *G. pterocarpum*.

Fuernrhoria K. Koch — хорошо обособленный монотипный переднеазиатский род, справедливо выделенный Кохом. Однако положение его в трибе *Coriandreae* до сих пор вызывает сомнение у сциадографов. В трибе его помещают рядом со средиземноморскими родами *Coriandrum* L. и *Bifora* L. (Шишкин, 1950). Мерикарпии этих родов имеют на поперечном срезе такое же склеренхимное

полукольцо в перикарпе и два крупных комиссуральных канальца, как у *Fuernrhoria setifolia.* Однако плод у *Bifora* двойчатый, а у *Coriandrum* шаровидный, с чашевидно-вогнутым на комиссуре эндоспермом и отсутствующими секреторными канальцами в перикарпе. Таким образом, как по внешнему облику растений, так и по строению плода сходство между *Fuernrhoria setifolia, Coriandrum* и *Bifora* весьма относительное. Я целиком согласна с авторами обработки рода *Fuernrhoria* во «Флоре Ирана» (Hedge, Lamond, 1987 : 162), которые считают, что этот род неправильно помещен в трибу *Coriandreae* Koch и до сих пор не ясно его генетическое родство.

Принимая во внимание тот факт, что *Fuernrhoria setifolia* имеет общий морфологический облик с видами рода *Grammosciadium*, общие признаки в строении плода и ареал, совпадающий с ареалом рода *Grammosciadium*, мне хочется высказать предположение, что монотипный род *Fuernrhoria* находится в родстве с родом *Grammosciadium* и его следует поместить в трибу *Apieae.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алешина Л. А., Виноградова В. М. Морфология пыльцевых зерен видов рода *Grammosciadium* DC. (*Umbelliferae*) // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 7. С. 963—969.

Бордзиловский Е. И. К флоре Кавказа // Зап. Киевск. о-ва естествоисп. Киев, 1915. Т. 25. С. 96.

Виноградова В. М. Grammosciadium DC. — эндемичный переднеазиатский род (*Umbelliferae*) // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 1. С. 54—60.

Виноградова В. М. Монографический обзор рода *Grammosciadium* DC. (*Apiaceae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1971. 19 с.

Вульф Е. Историческая география растений. М.—Л., 1944. 245 с.

Козо-Полянский Б. М. Предварительное обозрение родов *Umbelliferae* Крыма и Кавказа (продолжение) // Тр. Бот. сада Юрьевск. ун-та. 1914. Вып. 1. Т. 15. С. 21.

Козо-Полянский Б. М. К ревизии восточного рода *Grammosciadium* DC. // Русск. бот. журн. 1915. № 1-2. С. 1—22.

Меницкий Ю. Л. Конспект видов семейства *Apiaceae* (*Umbelliferae*) флоры Кавказа// Бот. журн. 1991. Т. 76. № 12. С. 1749—1764.

Тамамшян С. Г., Виноградова В. М. К систематике рода *Grammosciadium* DC. (*Umbelliferae*) // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 8. С. 1197—1212.

Тихомиров В. Н. Происхождение, эволюция и система семейства зонтичных (*Umbelliferae* Juss.—*Apiaceae* Lindl.): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1977. 39 с.

Федорончук Н. М. Систематика, география и филогения родов триния, румия, ледебуриелла. Киев, 1983. 173 с.

Шишкин Б. К. О роде *Stenodiptera* K.-Pol. // Бот. матер. Л., 1923. Т. 4. Вып. 4. С. 29—30.

Шишкин Б. К. Зонтичные — *Umbelliferae* Moris. // Флора СССР. М.—Л., 1950. Т. 16. С. 1—646.

Boissier E. Flora orientalis. Vol. 2. Geneva, 1872. 1159 p.

Galestani V. Contributio alla sistematica delle Ombrellifere d'Europa. Webbia, 1905. 212 p.

Cronquist A. Reduction of *Pseudotaenidia* to *Taenidia* (*Apiaceae*) // Brittonia. 1982. T. 34. N 4. P. 365—367.

De Candolle P. Memoire sur la Famille des Ombelliferes. Paris, 1829. 84 p.

De Candolle P. Prodromus. Paris, 1830. 683 p.

Drude O. Umbelliferae // A. Engler, K. Prantl. Nat. Pflanzenfam. 1897—1898. Pt III. Abt. 8. P. 63—250.

Hedge I. C., Lamond I. M. Genus *Grammosciadium* DC. // Flora of Turkey. Edinburgh, 1972. T. 4. P. 318—321.

Hedge I. C., Lamond I. M. Umbelliferae // Flora Iranica. 1987. N 162. P. 1—555.

Hedge I. C., Lamond I. M., Matthews V. A. Materials for a Flora of Turkey. XXV: some new species of *Umbelliferae* // Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 1971. Vol. 31. N 1. P. 75—79.

Hoffman G. Plantarum Umbelliferarum. Mosquae, 1816. 222 p.

Koch C. G. D. Generum Tribuumque Plantarum Umbelliferarum // Nova Acta Acad. Leop.-Carol. Bonnae, 1824. Vol. 12. P. 57—156.
Kozo-Poljansky B. M. Scyadophytorum systematic lineamenta // Bull. Soc. Nat. Moscou, 1915. T. 29. P. 1—130.
Ledebour K. Flora rossica. Stuttgard, 1844. Vol. 2. P. 1—937.
Mackenzie K. K. A new genus of North American *Umbelliferae* // Torreya. 1903. Vol. 3. P. 158—159.
Mathias M. E., Constance L. A second species *Eurytaenia* // Contribution from the Texas Research found. 1951. Vol. 1. P. 2—3.
Stapf O. Die botanischen Ergebnisse der Polak'schen expedition nach Persien im June, 1882. Wien, 1886. Tl II. 49 S.
Tamamschian S. On some relationships in the floras of Transcaucasia, Anatolia and Iran // Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 1968. Vol. 28. N 2. P. 201—208.
Tamamschian S., Vinogradova V. Grammosciadium and *Caropodium* (*Umbelliferae—Apioideae*) // Taxon. 1969. Vol. 18. N 5. P. 546—548.
Tamamschian S., Vinogradova V. Grammosciadium and *Caropodium* // Taxon. 1970. Vol. 19. N 4. P. 652.
Tutin T. G. Genus *Trinia* Hoffm. // Fl. Europaea. 1968. Vol. 2. P. 351.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 VI 1994

SUMMARY

The system of the genus *Grammosciadium* is partly revised. A new monotypic section is established for *G. confertum*. The area of distribution of *Fuernrhoria setifolia* is given for the first time. The anatomical structure of the fruit of this species is compared with that of the species of the genus *Grammosciadium*. The affinities of the genera *Grammosciadium* and *Fuernrhoria* are established, both of them are proposed to be placed into the tribe *Apieae*.

УДК 581.8

Е. Н. Немирович-Данченко

СТРОЕНИЕ СЕМЯН *GREYIA SUTHERLANDII* (*GREYIACEAE*)

E. N. NEMIROVICH-DANCHENKO. THE SEED STRUCTURE IN *GREYIA SUTHERLANDII* (*GREYIACEAE*)

Изучено анатомическое строение семян *Greyia sutherlandii*. Главные особенности семенной кожуры — бесцветная прозрачная экзотеста с крупным кристаллом в центре каждой клетки и мощная эндотеста с одревесневшими радиальными клеточными стенками, утолщенными в виде буквы Ф. Последний признак ранее обнаружен нами у семян рода *Tetilla (Francoaceae)*. Одревеснение клеточных стенок в покровах семян не характерно для семейств пор. *Saxifragales*.

Семена *Greyia sutherlandii* Hook. et Harv. относятся к числу малоизученных (Corner, 1976; Dahlgren, van Wyk, 1988). Положение рода *Greyia* и сем. *Greyiaceae* в системе цветковых растений очень неустойчиво: его можно встретить в разных статусах в порядках *Cunoniales*, *Saxifragales*, *Sapindales* (Тахтаджян, 1966; Hutchinson, 1973; Takhtajan, 1980; Dahlgren, van Wyk, 1988; Thorne, 1992).

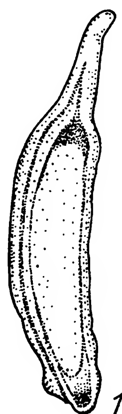
Мы изучили анатомическое строение семян *Greyia sutherlandii* и выявили ряд признаков, имеющих таксономическое значение.

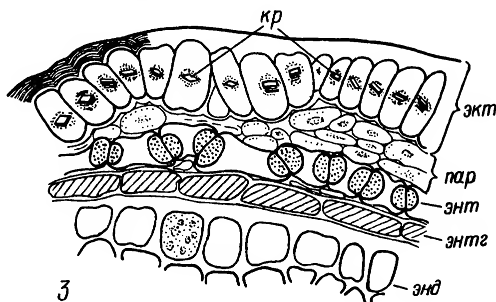
Материал и методика

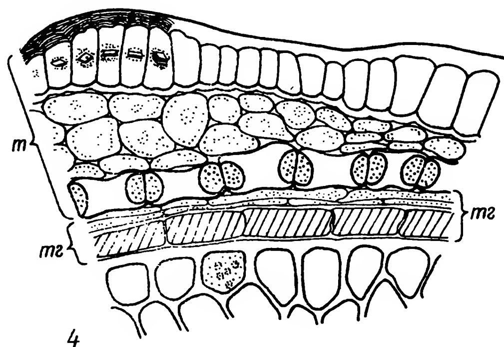
Семена *Greyia sutherlandii* (South Africa, Natal, Drakensberg, Oliviviershoek-Pass, 1300—1500 m, 20 XII 1958, Werdermann et Oberdieck. 1508 (K)) получены из Royal Botanic Gardens, Kew, за присылку их мы очень благодарны. Методика работы описана ранее (Немирович-Данченко, 1994а, б).

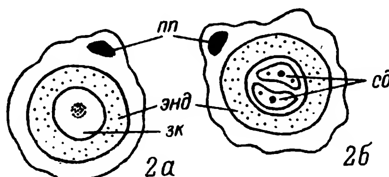
Результаты и обсуждение

Семена продолговатые, около 3.5 мм дл. и 0.5—0.7 мм толщ., несколько выпуклые со стороны семенного шва и слабовогнутые — с противоположной. Халазальный конец семени вытянут в отросток, прямой или крючкообразно изогнутый (см. рисунок, *1*). Наружные покровы семян прозрачные, сквозь них просвечивает темное «ядро» семени; микропиле расширено в виде конуса с воронковидным углублением, очерчено плотным внутренним интегументом; обозначены также гипостаза и мощный проводящий пучок, который протягивается в халазальный отросток, а затем изгибается и подходит к гипостазе. Рубчик мало заметен. В поперечном сечении семена неравномерно округлые, а на халазальном конце округло-четырехугольные (см. рисунок, *2а*, *2б*). Поверхность семени гладкая, продольно-волнистая.



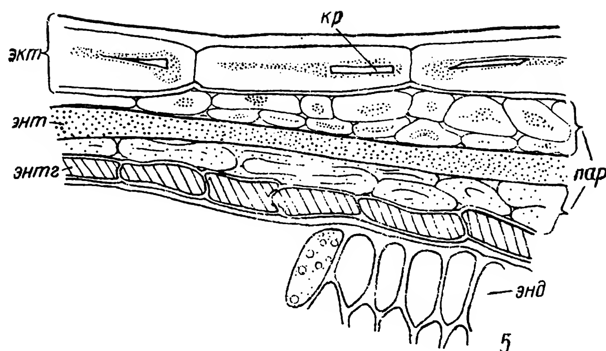


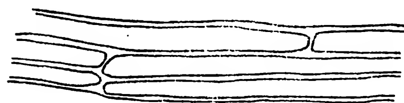


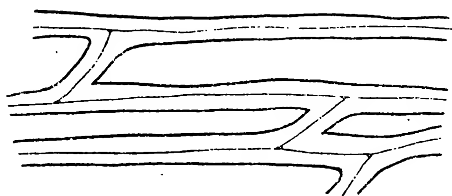


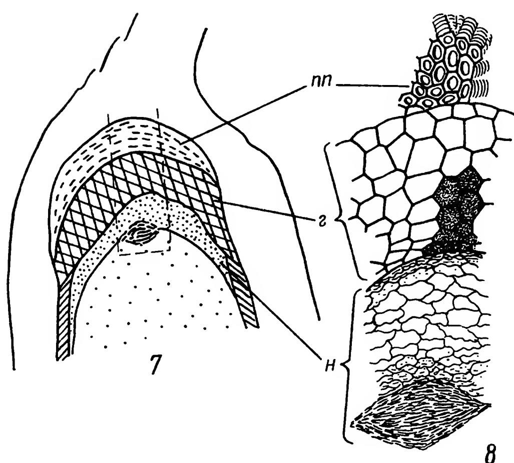
Строение семян *Greyia sutherlandii*.

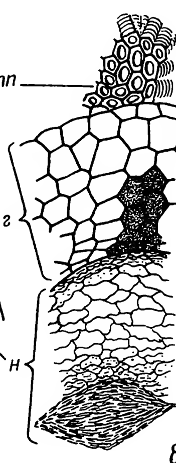
1 — общий вид семени; *2а, 2б* — поперечные срезы семян на разных уровнях, схемы; *3, 4* — деталь строения семени на поперечных срезах из разных его участков; *5* — деталь строения семени на продольном срезе; *6а, 6б* — вид клеток экзотесты (*6а*) и эндотесты (*6б*) в плане при одном увеличении; *7, 8* — строение халазального конца семени (*8* — увеличенный фрагмент); *9* — чуть косой продольный срез семени, фрагмент. *г* — гипостаза, *з* — зародыш, *зк* — зародышевый корешок, *кр* — кристалл, *н* — нуцеллус, *пар* — паренхима, *пп* — проводящий пучок, *сд* — семядоли, *т* — теста, *тг* — тегмен, *экт* — экзотеста, *энд* — эндосперм, *энт* — эндотеста, *энтг* — эндотегмен.

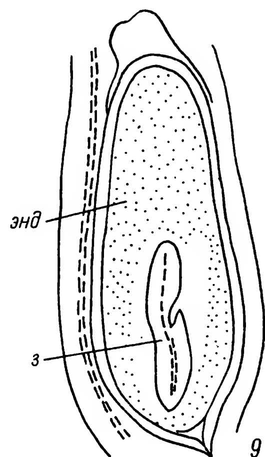












Продолжение рисунка.

Семенная кожура многослойная и представлена производными обоих интегументов: теста из 4—5 слоев, тегмен 2—3-слойный (см. рисунок, *3*, *4*). Экзотеста на поперечном срезе в виде слоя палисады, высота клеток которого закономерно изменяется от низких к более высоким; на продольном срезе они длинные, прямоугольные (см. рисунок, *5*). Наружные периклинальные клеточные стенки слоистые, толстые, но прозрачные, с тонким слоем кутикулы; внутренние слабо утолщены; радиальные без утолщений. В центре клетки располагается один кристалл, плоскоромбический или призматический, окруженный сгустком клеточного содержимого. Тестальная паренхима из тонкостенных клеток разной степени сохранности, с незначительными остатками

рыхлого содержимого. Эндотеста выделяется на поперечном срезе своеобразным рисунком утолщений радиальных стенок 2 соседних клеток в виде буквы Ф (см. рисунок, *3*, *4*). Эти утолщения лигнифицированы. Кроме того, эндотеста отличается от остальных клеток семенной кожуры крупными размерами (см. рисунок, *5*, *6а*, *6б* (*6а* и *6б* при одном увеличении)). Эндотегмен образует пигментный слой светло-коричневого цвета, со слабо и равномерно утолщенными оболочками. Экзотегмен не дифференцирован и состоит, как и прилегающие к нему паренхимные слои, из длинных тонкостенных бледно-желтых клеток; в центре семени эти слои могут быть полностью облитерированы (см. рисунок, *3*). Клетки тегмена образуют конусовидно удлиненную внутреннюю часть микропилярного канала.

Природу лигнифицированного слоя в семенной кожуре *Greyia* можно подтвердить только при изучении развития семян, так как в зрелых покровах промежуточная кутикула не прослеживается. Но известно, что в семязачатках наружный интегумент 4—6-слойный, а внутренний — 3-слойный (Mauritzon, 1936). Тегмен в семенной кожуре *Greyia* также 3-слойный, хотя наружная эпидерма и субэпидермальный слой сохраняются не на всем протяжении семени.

Толщина семенной кожуры вдоль длины семени изменяется за счет разной высоты палисадного слоя экзотесты и разной сохранности интегументальной паренхимы (тестальной и тегминальной), обусловливая форму поперечного сечения семян. Вдоль семенного шва объем семенной кожуры увеличивается многослойными тканями проводящего пучка с мощным слоем пористых склереид и паренхимы. Гипостаза в форме чаши из клеток со слабо утолщенными опробковевшими оболочками, с более интенсивно окрашенным флобафенами содержимым, чем эндотегмен (см. рисунок, *7*).

Нуцеллус остается на полюсах семени; он особенно обилен в халазальной части, где образует обширный подиум с остатками постамента (см. рисунок, *7*, *8*). Эндосперм многослойный, из крупных клеток с утолщенными (резервная целлюлоза) клеточными стенками, почти квадратными или слабо удлиненными по периферии, сильно вытянутыми в центре, где они слагаются в радиальные ряды. Внутренние слои эндосперма облитерированы, и вокруг зародыша образуется пустое пространство (см. рисунок, *9*). Запасные вещества — белки и жиры.

Зародыш считают небольшим (Тахтаджян, 1966; Dahlgren, van Wyk, 1988). У исследованных нами семян зародыш занимает более 1/3 длины эндосперма, прямой, имеет корешок с прокамбиальным пучком и 2 крупные, слабовогнутые семядоли с ветвящимся прокамбиальным пучком (см. рисунок, *2а*, *2б*, *9*). Клетки зародыша также с белками и маслами.

При сопоставлении строения семян *G. sutherlandii* с известными признаками строения семян сем. *Saxifragaceae*, прежде всего *Saxifragoideae* (Kuźniewska, 1974; Corner, 1976; Kaplan, 1976; Krach, 1976, 1977; Кульбаева, 1992а—в, и др.), были обнаружены их большие различия.

Основные признаки семенной кожуры камнеломковых обусловлены особенностями строения экзотесты, которая имеет специфическое утолщение клеточных стенок, известное как Reseda-тип (Netolitzky, 1926); тенденцию к выпячиванию наружной периклинальной клеточной стенки вплоть до образования папилл или бугорков; целлюлозные клеточные стенки и содержимое, пропитанные дубильными веществами (флобафенами), создающими темную (до черной) окраску семян; толстый слой наружной кутикулы, часто имеющей сложную скульптуру. Экзотеста несет основную механическую нагрузку — экзотестальные семена, по классификации J. Corner (1976). Эндотегмен представлен пигментным слоем (флобафены) разных толщины и сохранности; остальные слои облитерируются до более или менее тонкого слоя (слоев).

Семенная кожура *Greyia* многослойная (признак ее примитивности), с хорошо сохранившимися элементами тесты и тегмена и механического слоя из одревесневшей эндотесты — эндотестальные семена.

Экзотеста *Greyia* имеет совсем иное строение: наружная клеточная стенка утолщена слабее, слоистая, ровная, без выпячиваний, с тонкой гладкой кутикулой, не пропитывается флобафенами, поэтому вся клетка бесцветная, радиальные стенки тонкие. Характерная особенность экзотесты — крупный призматический кристалл, лежащий в центре полости и окруженный остатками клеточного содержимого. Крупные кристаллы — стилоиды — описаны в мезофилле тесты семян сем. *Melianthaceae* пор. *Sapindales* (Corner, 1976), в которое иногда включают род *Greyia*. В других семействах пор. *Sapindales* кристаллы имеются и в экзотесте (Corner, 1976). Однако анализ всех известных признаков семейств *Melianthaceae* и *Greyiaceae* (морфологических, анатомических, эмбриологических, палинологических, кариологических, фитохимических и др.) показал значительное различие этих семейств (Dahlgren, van Wyk, 1988).

Другая особенность семенной кожуры *Greyia* — лигнификация радиальных клеточных стенок эндотесты, приобретающих своеобразный рисунок. Подобная лигнификация радиальных стенок эндотесты обнаружена нами у семян *Francoaceae*, причем у *Tetilla* они имеют идентичный Ф-образный рисунок (Немирович-Данченко, 1994б).

Близость родов *Francoa* и *Greyia* подтверждается при исследовании *rbcL*-последовательностей ДНК пластид (Morgan, Soltis, 1993). Эти же авторы приводят множество данных о сходстве родов *Francoa* и *Greyia* по ряду фитохимических признаков; у них обнаружены также одинаковые иридоиды (со слов А. Л. Тахтаджяна). В то же время *rbcL*-анализ указывает на отдаленность *Francoaceae* и *Greyiaceae* от *Saxifragaceae* s. l. (Morgan, Soltis, 1993). Есть основания предполагать, что эти семейства должны располагаться за пределами пор. *Saxifragales*. По нашим наблюдениям, семена исследованных семейств пор. *Saxifragales* делятся на две группы — с темной (до черной) окраской покровов и с бесцветными прозрачными покровами, сквозь которые просвечивает «ядро» семени. У первой группы экзотеста пропитана флобафенами и в семенной кожуре нет лигнифицированных клеток. К этой группе относятся *Penthoraceae*, *Iteaceae* (Немирович-Данченко, 1994а, в), *Saxifragaceae*, *Crassulaceae* (Krach, 1976), *Grossulariaceae* (Corner, 1976). Эти семейства наряду с другими составляют пор. *Saxifragales*. У второй группы флобафены в тесте отсутствуют и это сочетается с образованием лигнина при вторичных утолщениях клеточных стенок различных слоев семенной кожуры. К этой группе относятся *Francoaceae* (Немирович-Данченко, 1994б), *Vahliaceae*, *Lepuropetalaceae* (Murbeck, 1919; Krach, 1976; Немирович-Данченко (рукописи для V тома сводки «Сравнительная анатомия семян»)) и *Greyiaceae*, принадлежность которых к пор. *Saxifragales* становится сомнительной. Правильность отмеченной закономерности можно будет проверить по мере накопления данных о строении семян других семейств пор. *Saxifragales*. Однако ранее уже было замечено, что у однодольных существует определенная связь между родственными отношениями таксонов, строением семенной кожуры и локализацией в ней флобафенов и меланинов (Немирович-Данченко, 1984; Чупов, Немирович-Данченко, 1988; Данилова и др., 1990). Выявление таких закономерностей, вероятно, необходимо для познания процессов структурной эволюции семян, а также для решения проблем таксономии. R. Dahlgren, A. van Wyk (1988), рассматривая строение семян *Greyia sutherlandii* по результатам работы E. Steyn (1977 г.) (с которой я не имею возможности ознакомиться), сожалеют, что таксономическое значение структуры семенной кожуры *Greyia* остается неясным. Мы надеемся на то, что приведенные данные в какой-то мере восполнят этот пробел.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Международного научного фонда (грант № 25000).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Данилова М. Ф., Немирович-Данченко Е. Н., Комар Г. А., Лодкина М. М. Некоторые направления структурной эволюции семян однодольных // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 755—773.

Кульбаева Б. Ж. Анатомия семян представителей семейства *Saxifragaceae* // Бот. журн. 1992а. Т. 77. № 3. С. 36—49.

Кульбаева Б. Ж. Поверхностная структура семян представителей семейства *Saxifragaceae* // Бот. журн. 1992б. Т. 77. № 4. С. 61—68.

Кульбаева Б. Ж. Поверхность семян представителей семейства *Saxifragaceae*: типология и ее значение для систематики и филогении // Бот. журн. 1992в. Т. 77. № 8. С. 98—105.

Немирович-Данченко Е. Н. Некоторые особенности строения семенной кожуры в пор. *Liliales* // Тез. докл. Всесоюз. конф. по анатомии растений. Л., 1984. С. 115—116.

Немирович-Данченко Е. Н. Строение семян *Penthorum sedoides* и *P. chinense* (*Penthoraceae*) // Бот. журн. 1994а. Т. 79. № 6. С. 65—69.

Немирович-Данченко Е. Н. Строение семян видов родов *Francoa* и *Tetilla* (*Francoaceae*) // Бот. журн. 1994б. Т. 79. № 7. С. 21—27.

Немирович-Данченко Е. Н. Морфология и анатомия семян семейства *Iteaceae* // Бот. журн. 1994в. Т. 79. № 9. С. 28—34.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.—Л., 1966. 608 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Чупов В. С., Немирович-Данченко Е. Н. Морфолого-анатомические признаки семян представителей некоторых групп однодольных в связи с их систематикой // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 952—964.

Corner J. E. H. The seeds of dicotyledons. Cambridge, 1976. Vol. 1. 309 p.; Vol. 2. 559 p.

Dahlgren R. M. T., van Wyk A. E. Structures and relationships of famylies endemic to or centered in Southern Africa // Modern systematic studies in African Botany / Ed. by P. Goldblatt, P. P. Lowry. Missouri Bot. Gard. St. Louis, 1988. P. 29—35.

Hutchinson J. The families of flowering plants. 3 ed. Oxford, 1973. 968 p.

Kaplan K. Zur Embryologie und Systematik Gattung *Saxifraga* // Bot. Jahrb. Syst. 1976. Bd 79. H. 1. S. 61—71.

Krach J. E. Samenanatomie der Rosifloren I. Samen der *Saxifragaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1976. Bd 97. H. 1. S. 1—60.

Krach J. E. Seed charactere in and affinities among the *Saxifragineae* // Plant. Syst. Evol. 1977. Suppl. 1. S. 141—153.

Kuźniewska E. Studia systematyzne nad nasionami środcowo- i północnoeuropejskich gatunków rodzaju *Saxifraga* L. Warszawa—Wrocław, 1974. 141 c.

Mauritzon J. Zur Embryologie und systematischen Abgrenzung der Reihen *Terebinthales* und *Celastrales* // Bot. Notiser. 1936. N 1-2. P. 161—212.

Morgan D. R., Soltis D. E. Phylogenetic relationships among members of *Saxifragaceae* sensu lato based on *rbcL* sequence data // Ann. Mis. Bot. Gard. 1993. Vol. 80. N 3. P. 631—660.

Murbeck Sv. Über die Organisation und verwandschaftlichen Beziehungen der Gattung *Lepuropetalon* // Ark. bot. 1919. Bd 15. H. 10. S. 1—12.

Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen. Handbuch Pflanzenanat. Bd 10. Berlin, 1926. 360 S.

Takhtajan A. Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*) // Bot. Rev. 1980. Vol. 46. P. 225—359.

Thorne R. F. Classification and geography of flowering plants // Bot. Rev. 1992. Vol. 85. N 3. P. 225—348.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 5 VII 1994

SUMMARY

The seed coat of *Greyia sutherlandii* is multiplayered. Exotesta is composed of transparent palisade cells, with large crystals and thick outer walls. Endotesta is composed of long fibres with lignified radial walls. Similar features have been described earlier by the author for the seed coat of *Tetilla* (*Francoaceae*).

УДК 581.1

Т. М. Харитонова

УЛЬТРАСТРУКТУРНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТКАНЕЙ В ЗОНЕ ФОРМИРОВАНИЯ БОКОВЫХ КОРНЕЙ У *CUCURBITA PEPO* (*CUCURBITACEAE*)

T. M. KHARITONOVA. ULTRASTRUCTURAL CHARACTERIZATION OF TISSUES IN LATERAL ROOT FORMATION ZONE OF *CUCURBITA PEPO* (*CUCURBITACEAE*)

Исследовалось формирование боковых корней у кабачка. В заложении боковых корней принимают участие перицикл и эндодерма материнского корня. В процессе роста бокового корня нарушается роль эндодермы как физиологического барьера на пути апопластического транспорта ионов. При разрушении клеточных стенок эндодермального кармашка и первичной коры образуется свободное пространство для передвижения ионов, заполненное полисахаридными компонентами.

При формировании и росте боковых корней происходят изменения окружающих зачаток клеток эндодермы и коры материнского корня. Процесс деградации клеток коровой паренхимы в зоне роста бокового корня, сопровождающийся отмиранием первого, а затем ряда последующих слоев коры, окружающих растущий боковой корень (Bonnett, 1969; Karas, McCully, 1973; Сердюк, 1983), и нарушение барьерной функции эндодермы в зоне заложения бокового корня (Dumbroff, Peirson, 1971; Сердюк, 1983) свидетельствуют о высокой проницаемости для ионов тканей корня в зоне закладки боковых корней.

В данной работе ставилась задача — изучить закладку боковых корней у кабачка и особое внимание уделить структуре пограничной зоны между материнским и боковым корнями.

Материал и методика

Объект исследования — 8-дневные проростки кабачка *Cucurbita pepo* L. сорта Hercules. Кусочки корня 5—7 мм дл. фиксировали 3%-м раствором глутарового альдегида и 2%-м раствором четырехокиси осмия. Материал заключали в смесь эпоксидных смол Эпон-812 и Аралдит М. Для изучения структуры клеточных оболочек на границе материнского и бокового корней применяли методы электронно-микроскопической цитохимии. Во время фиксации материал обрабатывали 1%-м водным раствором пектиназы (полигалактуроназы) в течение 16 ч. Проводили цитохимическую обработку ультратонких срезов. Срезы окрашивали по методу Thiery в модификации J. Roland (1974). Наблюдение и фотографирование проводили с помощью электронного микроскопа.

Результаты и обсуждение

Закладка боковых корней у кабачка происходит в зоне малодифференцированных тканей на расстоянии 3—5 мм от кончика корня. В формировании зачатка бокового корня участвуют перицикл и эндодерма материнского корня. Эндодерма образует кармашек и участвует в формировании меристемы корневого чехлика. При антиклинальных делениях клеток эндодермы в зоне бугорка бокового корня на вновь возникающих стенках пояски Каспари не образуются. На расстоянии 1—2 эндодермальных клеток от основания бокового зачатка в эндодерме вскоре после начала его роста происходит кольцеобразный разрыв (см. таблицу, *1*). Осуществляется это с помощью ферментативного гидролиза срединных пластинок, соединяющих антиклинальные клеточные стенки эндодермальных клеток на указанном уровне бокового корня. В результате дериваты эндодермы материнского корня сохраняются на

боковом корне лишь у самого его основания и в апикальной части. Выходящие на поверхность производные перицикла формируют протодерму и в дальнейшем ризодерму бокового корня.

Существенные изменения происходят на границе коры и протодермы растущего бокового корня. Вскоре после прекращения антиклинальных делений в эндодерме с началом растяжения ее производных наблюдается такой же процесс, который ранее был описан для ячменя (Данилова, Сердюк, 1982). Общие клеточные стенки между клетками эндодермы и коры набухают и подвергаются ферментативному гидролизу. Этот процесс сопровождается разрушением плазмодесм. Таким образом, корневой зачаток еще при сохранении эндодермального кармашка теряет плазмодесменные связи с тканями материнского корня и формирует свободную поверхность.

Деградация клеток коры у кабачка выражена в меньшей степени, чем, например, у ячменя. Возможно, это связано с тем, что закладка боковых корней у кабачка происходит еще в меристематической зоне и начальные этапы его роста совпадают по времени с формированием первичной коры, с ростом ее клеток, образованием межклетников. Именно благодаря процессу схизогенного развития межклетников в коре растущий латеральный зачаток получает определенное пространство для своего продвижения.

На таблице, *2* представлена конечная стадия разрушения клеточной стенки между клетками эндодермального кармашка и первичной коры. В результате гидролиза веществ, составляющих срединную пластинку, клетки отходят одна от другой на значительное расстояние, при этом образующееся пространство занято рыхло расположенным фибриллярным материалом. Этот материал по своей структуре сходен со слизистым слоем, обычно покрывающим поверхность зачатков корня. Такой же фибриллярный материал заполняет межклетные пространства, образующиеся в дифференцирующейся коре материнского корня. При сопоставлении электронно-микроскопических снимков, изображенных на приведенной таблице, со снимками срезов, полученных при обработке материала пектиназой (см. таблицу, *3*, *3а*), обнаружена почти полная их идентичность. Это позволяет предположить, что гидролитические ферменты участвуют в естественных процессах частичного разрушения клеточных оболочек в первичной коре на границе боковых зачатков. Реакция Thiery подтверждает наличие полисахаридных компонентов в слизи наружного клеточного слоя корневого зачатка.

У кабачка, так же как у кукурузы (Dumbroff, Peirson, 1971) и ячменя (Сердюк, 1983), при делении клеток эндодермы в зоне бугорка бокового корня на вновь возникающих клеточных стенках пояски Каспари не образуются. Тем самым нарушается барьерная роль эндодермы на пути апопластического передвижения ионов. Кроме того, на определенном этапе развития зачатка в эндодермальном кармашке происходит кольцеобразный разрыв, благодаря чему при дальнейшем росте бокового корня клетки наружного слоя перицикла выходят на поверхность бокового корня.

Проведенное нами цитохимическое изучение клеточных стенок на границе материнского и бокового корней показало, что полисахариды составляют основную часть клеточных оболочек интересующих нас клеток. Процесс естественного распада срединных пластинок между пограничными клетками первичной коры и зачатков бокового корня сходен с ферментативным процессом их разрушения за счет активности пектиназы. Это дает возможность предполагать, что продвижение бокового корня через первичную кору материнского корня у кабачка сопровождается ферментативным гидролизом части клеточных стенок и образованием вследствие этого межклетных пространств. В связи со сказанным мы присоединяемся к мнению авторов (Bell, McCully, 1970; McCully, 1975), считающих, что ферментативный гидролиз клеточных оболочек является тем механизмом, который обеспечивает продвижение бокового корня в первичной коре материнского корня.

механизмом, который обеспечивает продвижение бокового корня в первичной коре материнского корня.

Ряд экспериментальных данных приводит к заключению о том, что боковые корни в период их формирования оказывают существенное влияние на поступление веществ в главный корень (Ferguson, 1979; Peterson et al., 1981). По мнению A. Lauchli (1976), межфибриллярные пространства не могут рассматриваться как открытые полости, через которые растворенные вещества мигрируют, как через поры. Эти пространства содержат сеть молекул пектиновых веществ и гликопротеидов, связанных между собой и с целлюлозными микрофибриллами и дающих начало доннановскому свободному пространству апопласта.

Исходя из вышеизложенного, можно сделать вывод, что клеточные оболочки первичной коры и бокового корня представляют собой свободное пространство для транспорта ионов. К свободному пространству, видимо, надо отнести и пограничную зону между первичной корой и боковым корнем. Ионы могут поступать из первичной коры непосредственно в боковой корень через пограничную зону и могут передвигаться по клеточным оболочкам бокового корня, не встречая препятствий в виде поясков Каспари, так как целостность эндодермы нарушается в базальной части бокового корня.

Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю Марии Федоровне Даниловой, а также Екатерине Михайловне Бармичевой за помощь в решении методических вопросов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Данилова М. Ф., Сердюк Е. М. Закладка боковых корней у *Hordeum vulgare* (*Poaceae*) (данные электронной микроскопии) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 140—145.

Сердюк Е. М. Ультраструктура тканей корня ячменя в зоне закладки боковых корней: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983. 18 с.

Bell J. K., McCully V. T. A histochemical study of lateral root initiation and development in *Zea mays* // Protoplasma. 1970. Vol. 70. N 2. P 179—205.

Bonnett H. T., Jr. Cortical cell death during lateral root formation // J. Cell Biol. 1969. Vol. 40. N 1. P. 144—159.

Dumbroff E. B., Peirson D. E. Probable sites for passive movement of ions across the endodermis // Can. J. Bot. 1971. Vol. 49. N 1. P. 35—38.

Ferguson I. B. The movement of calcium in non-vascular tissue of plants // Commun. Soil Sci. Plant Anal. 1979. Vol. 10. N 1-2. P. 217—224.

Karas L., McCully M. E. Further studies of the histology of lateral root development in *Zea mays* //Protoplasma. 1973. Vol. 77. N 2. P. 243—269.

Lauchli A. Apoplastic transport in tissues // Encyclopedia of Plant Physiology. Bd II. Tissues and organs / Ed. by U. Luttge, A. M. F. Pitman. Berlin, 1976. P. 3—34.

McCully M. E. The development of lateral roots // Development and function of roots. Third Cabot Symp. / Ed. by J. G. Torrey, B. T. Clarkson. London, 1975. P. 105—124.

Peterson C. A., Emanuel N. E., Humphreys G. B. Pathway of movement of apoplastic fluorescent dye traces through the endodermis at the site of secondary root formation in corn (*Zea mays*) and broad bean (*Vicia faba*) // Can. J. Bot. 1981. Vol. 59. N 5. P. 618—625.

Roland J. Cl. Cytochimie des polysaccharides vegetaux: detection et extraction selectives// J. de Microscopie. 1974. Vol. 21. N 3. P. 233—240.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 12 X 1994

SUMMARY

The lateral root formation was investigated in marrow (*Cucurbita pepo*) root. Perycicle and endodermis of the parent root take part in the initiation of the lateral root. The role of the endodermis as a special physiological barrier for the apoplastic transport ceases in the process of growth of the lateral root.

УДК 582.29 : 634.0.27 (470.23) © Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 1

Н. В. Малышева, О. А. Связева

ЛИШАЙНИКИ ПАРКА БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК (САНКТ-ПЕТЕРБУРГ)

N. V. MALYSHEVA, O. A. SVJAZEVA. THE LICHENS OF THE PARK OF THE V. L. KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE (ST. PETERSBURG)

Изучались лишайники парка Ботанического института РАН, расположенного в центре С.-Петербурга. Обнаружено 43 вида лишайников, произраставших на 120 видах и 8 разновидностях деревьев и кустарников, на альпийских горках, пнях и поребриках дорожек. Рассмотрено распределение лишайников по субстратам, приведена карта их распространения на территории парка.

Ботанический сад Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН является одним из старейших ботанических садов России и обладает богатейшими коллекциями мирового значения. Особую ценность представляет коллекция древесных растений, создававшаяся с середины XVIII в. выдающимися ботаниками и садоводами (Terechovsky, 1796; Регель, 1873; Траутфеттер, 1873; Липский, 1913; Уханов, 1936; Замятнин, 1961; Головач, 1980; Связева и др., 1989). В настоящее время в ней насчитывается 810 таксонов, относящихся к 127 родам и 47 семействам (s. l.). Возникший на Аптекарском о-ве сад вскоре оказался в центральной части крупного промышленного города. В последние три десятилетия в связи с переходом на газовое отопление произошло некоторое уменьшение задымления воздушного бассейна города, в том числе и района сада. Это позволило выращивать здесь некоторые слабо дымостойкие хвойные породы. Возможно, это послужило толчком к появлению в парке таких индикаторов атмосферного загрязнения, как лишайники.

К сожалению, мы почти не имеем сведений о лишайниках, произраставших ранее на территории Ботанического сада. В гербарии Отдела лихенологии и бриологии БИН (LE) хранятся два пакета с одинаковой надписью: «Ботанический сад. Leg. Еленкин. 1899». Можно предположить, что речь идет о Ботаническом саде БИН, но, к сожалению, нельзя этого сказать определенно: не указан город, не указано, в каком месте сада и на какой породе собраны образцы *Hypogymnia physodes* и *Parmelia sulcata*. Имеются отдельные сведения о лишайниках альпийских горок. Создание альпийских горок на месте современного альпинария относится к 1900 г., в 1924—1928 гг. они были перепланированы и отчасти сделаны заново (Гусев, 1962). При создании «лишайниковой тундры в Императорском С.-Петербургском ботаническом саду» (Еленкин, 1901 : 118) в 1900 г. на горках были высажены перенесенные из окрестностей Петербурга и Выборга лишайники *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cladonia amaurocraea* (Flörke) Schaer., *C. rangiferina* (L.) Weber ex F. H. Wigg., *C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda, *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm., *S. tomentosum* Fr. (названия современные) (Еленкин, 1901). В 1901 г., как пишет А. А. Еленкин (1901 : 118), «лучше всего сохранились *Cetraria islandica*, *Stereocaulon tomentosum*, *S. paschale* и *Cladonia amaurocraea*, дающая даже, по-видимому, новые побеги. Остальные же находятся в более или менее жалком состоянии и, по-видимому, совершенно погибают». В настоящее время эти виды не обнаружены. Имеются эксикатные образцы *Physcia caesia* (Hoffm.) Hampe за № 99, опубликованные В. П. Савичем (Savicz, 1960), собранные им на железных крышах зданий в Ботаническом саду в 1919 г. В гербарии Отдела лихенологии и бриологии БИН РАН хранятся образцы *Peltigera didactyla* (With.) Laundon, найденные 14 V 1922

Еленкиным на известковых туфах на участке «вдоль большой аллеи к р. Карповке, на S от оранжерей».

Интересно сообщение В. П. Савича (1923 : 141), который отмечает: «Достаточно сказать, что лишайников на стволах деревьев и на почве до 1918 года в черте города не было вовсе, а за пять лет (1918—1922) упадка городской и фабричной жизни они появились в мало-мальски крупных парках и садах и на старых неремонтированных крышах, но пока что в незначительном числе видов, хотя некоторые и достигли полного развития». В этой же работе (1923 : 149) он пишет: «К сожалению, в черте города они (лишайники) обнаружены мной лишь на стволах и кое-где на старых крышах; только в Ботаническом саду можно найти формы на камнях и земле». Но какие именно «формы», он не указывает. Во время XII Международного ботанического конгресса, проходившего в 1975 г. в Ленинграде, на альпийских горках был найден еще 1 вид лишайника — *Vezdaea aestivalis* (Ohlert) Tscherm.-Woess et Poelt. (имеется образец в Гербарии БИН). Эта находка была опубликована за рубежом (Poelt, Dobbeler, 1975), что свидетельствует о большом интересе к лихенофлоре сада.

Таким образом, несмотря на явный интерес к лишайникам Ботанического сада, до сих пор были опубликованы сведения лишь о 7 видах, 1 вид известен по эксикатам, а в Гербарии БИН хранятся достоверные образцы всего 3 видов.

При изучении лишайников парка Ботанического сада нами ставились следующие задачи: 1) выявить видовой состав лишайников; 2) выяснить закономерности их распределения по территории парка и составить карты распространения; 3) изучить приуроченность к субстратам, в том числе лишайников на альпийских горках и на коре деревьев; особое внимание при этом обратить на интродуцированные породы деревьев; 4) выявить индикаторы загрязнения и показатели чистоты воздуха; 5) точно зафиксировать состояние лихенофлоры парка с целью дальнейшего мониторинга и превращения парка в базовую точку в городе.

Материал и методика

Парк-дендрарий Ботанического сада БИН РАН расположен в центральной части С.-Петербурга, на Аптекарском о-ве, и занимает территорию 16.5 га. На востоке и юге парк граничит с реками Большой Невкой и Карповкой и окружен транспортными магистралями. Планировка парка началась в первой четверти XVIII в. Поэтому возраст некоторых экземпляров дуба черешчатого, лиственницы сибирской, липы составляет 190—200 лет. Общее число экземпляров деревьев и кустарников в парке — около 10 000, из них деревьев — 3510 экз. Основа древостоя — клен остролистный (319 экз.), вяз гладкий (297), дуб черешчатый (204) и липа мелко- и крупнолистная (115 экз.).

При изучении лихенофлоры парка использовался подробный план, на котором территория сада разбита на 145 участков (Головач, 1980). Это позволило весной 1994 г. точно зафиксировать местонахождения каждого вида лишайников по участкам и нанести их на карту.

На территории парка тщательно обследованы стволы всех 3510 экз. деревьев и 4000 экз. кустарников, на них собрано 577 образцов лишайников. На альпийских горках собрано 39 образцов лишайников, произраставших на туфе, известняке, граните, на почве среди мха. Тщательно обследованы фундаменты зданий, парковые постройки (беседки, скамьи) (лишайники не обнаружены), а также поребрики дорожек (собрано 11 образцов). На малочисленных пнях найдено 4 образца. Всего в парке собран 631 образец лишайников.

Результаты и их обсуждение

В парке Ботанического сада нами найдено 43 вида лишайников (из 19 родов). Приводим список лишайников с указанием субстрата и точного местонахождения в парке (в скобках — номера участков).

Bacidia albescens Hepp. На коре *Acer saccharinum* (36), *Malus cerasifera* (145).

Bryoria subcana (Nyl. et Stiz.) Brodo et D. Hawksw. На коре *Acer saccharinum* f. *laciniatum* (104).

Caloplaca holocarpa (Hoffm. ex Ach.) A. E. Wade. На коре *Acer platanoides* (141); на гранитных и бетонных поребриках дорожек (119); на туфе и известняке альпийских горок (103).

Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr. На гранитных и бетонных поребриках дорожек (119); на граните (101) и известняке (71, 101) альпийских горок.

C. vitellina (Hoffm) Müll. Arg. На коре *Juglans manshurica* (133).

Cetraria chlorophylla (Willd. in Humb.) Vain. На коре *Catalpa ovata* (114), *Fraxinus excelsior* (74), *Quercus robur* (121).

C. sepincola (Ehrh.) Ach. На коре *Catalpa ovata* (114), *Quercus robur* (94, 107), *Tilia platyphyllos* (67).

Cetrelia olivetorum (Nyl.) W. L. Culb. et C. F. Culb. На коре *Ulmus glabra* (36).

Cladonia chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng. На коре *Betula pendula* (94); на известняке среди мха на альпийских горках (101, 102).

C. coniocraea (Flörke) Spreng. На коре *Quercus robur* (135, 145), *Larix decidua* f. *pendula* (94), *Populus deltoides* (17), *Tilia cordata* (7, 57); на пне (91).

C. cornuta (L.) Hoffm. На коре ствола *Larix decidua* f. *pendula* (94).

C. fimbriata (L.) Fr. На коре *Betula davurica* (102), *Betula* sp. (28), *Larix decidua* f. *pendula* (94), *Malus cerasifera* (88), *Quercus robur* (29); на туфе среди мха (100—102).

C. gracilis (L.) Willd. На коре *Acer platanoides* (90), *Quercus robur* (65, 121).

C. subulata (L.) Wigg. На коре *Larix decidua* f. *pendula* (94).

C. pyxidata (L.) Hoffm. На туфе (101, 103) и известняке (103) альпийских горок.

Hypogymnia physodes (L.) Nyl. На коре *Acer glabrum* (133), *A. mandshuricum* (19), *A. miyabei* (19), *A. platanoides* (3, 7, 12, 16, 18, 19, 26, 28, 36, 41, 46, 48, 52, 68, 69, 74, 77, 79, 90, 95, 108, 117, 118, 121, 137, 141), *A. platanoides* f. *rubrum* (115), *A. platanoides* f. *schwedleri* (63), *A. pseudoplatanus* (8, 19), *A. pseudosieboldianum* (19, 23, 107), *A. rubrum* (105), *A. saccharinum* (36), *A. saccharinum* f. *laciniatum* (104), *A. spicatum* (19), *A. tataricum* (9, 28, 132), *Aesculus hippocastanum* (64), *Alnus glutinosa* (3, 28), *A. incana* (96), *Betula albo-sinensis* var. *septentrionalis* (128), *B. pendula* (37, 55, 83, 94, 121), *B. platyphylla* (107), *Betula* sp. sp. (28, 93, 118, 133), *Catalpa ovata* (114), *Cerasus vulgaris* (114), *C. vulgaris* f. *plena* (132), *Cercidiphyllum japonicum* (65, 140), *Crataegus curvisepala* (133), *C. douglasii* (106), *C. horrida* (5), *C. monogina* f. *flore rubra-plena* (133), *C. stevenii* (107), *Fraxinus excelsior* (19, 25, 74, 94, 132, 138), *F. excelsior* f. *diversifolia* (107), *Fraxinus* sp. (68), *Hydrangea bretschneideri* (94, 104), *Juglans ailanthifolia* (85), *J.cinerea* (87, 91), *J. mandshurica* (85, 87, 107), *Laburnum* × *waterery* (107), *Larix decidua* f. *pendula* (94), *L. decidua* f. *pendulina* (48), *L. sibirica* (52, 69), *Malus baccata* (145), *M. cerasifera* (119), *M. domestica* (116), *M. prunifolia* (118), *Malus* sp. (133), *Metasequoia glyptostroboides* (49), *Quercus alba* (110), *Q. borealis* (50, 107), *Q. mongolica* (24), *Q. robur* (3, 14/20, 29, 31, 37, 41, 45,55, 57, 60, 65, 68, 85, 88, 89, 94, 107, 119, 121, 128, 129, 130, 133, 135, 138, 140, 141, 144, 145), *Padus avium* (57, 121), *P. virginiana* (94), *Populus deltoides* (17), *P. trichocarpa* (121), *P. tremula* f. *pyramidalis* (129), *Populus* sp. sp. (48, 89), *Prunus* sp. (133), *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* (104, 116), *Pyrus communis* (92),

Salix caprea (105), *S. fragilis* (85, 88), *S. schwerinii* (108), *Sambucus racemosa* (132), *Sorbus aucuparia* (28, 106), *S. intermedia* (50), *S. mougeottii* (25), *S. torminalis* (94), *Syringa reticulata* (108), *S. villosa* (108), *S. vulgaris* (37, 103, 116, 117, 144), *S. josikaea* (144), *Tamarix ramosissima* (101), *Thuja occidentalis* (94, 138), *Tilia cordata* (7, 11, 17, 28, 51, 52, 55, 57, 66, 68, 90, 144), *T. pekinensis* (94), *T. platyphyllos* (67, 107), *T. praecox* (105), *Tilia* sp. (142), *Ulmus glabra* (19, 48, 106, 130, 138, 139), *U. glabra* 'Camperdownii' (113), *U. laevis* (3, 19, 28, 36, 48, 55, 56, 64, 72, 85, 89, 94, 108, 117, 118,135, 142), *Viburnum lantana* (116), *V. lentago* (37), *V. opulus* (94, 118), *Weigela middendorfiana* (50).

H. tubulosa (Schaer.) Hav. На коре *Acer platanoides* f. *rubrum* (115), *A. saccharinum* (36), *Cerasus vulgaris* (114), *Ulmus laevis* (19).

Lecanora argentata (Ach.) Malme. На коре *Populus* sp. (89).

L. crenulata Hook. На гранитных и бетонных поребриках дорожек (119).

L. dispersa (Pers.) Sommerf. На гранитных и бетонных поребриках дорожек (119).

L. hagenii (Ach.) Ach. На коре *Acer laetum* (19), *A. platanoides* (77, 90, 108, 117, 118, 121, 141), *A. platanoides* f. *schwedleri* (63), *A. platanoides* f. *stollii* (90), *Betula pendula* (4), *Euonymus europaea* (131), *Fraxinus excelsior* (124), *Fraxinus* sp. (3), *Juglans cinerea* (87), *J. mandshurica* (85, 87), *Malus baccata* (145), *M. cerasifera* (108), *M. domestica* (143), *M. prunifolia* (118), *Larix sibirica* (32), *Populus alba* (117), *P. laurifolia* (89), *P. trichocarpa* (121), *Pyrus communis* (87, 131), *Quercus alba* (110), *Q. mongolica* (24), *Q. robur* (68, 86, 128), *Salix fragilis* (85), *Syringa vulgaris* (141), *Tilia platyphyllos* (67), *Tilia* sp. (142), *Ulmus glabra* (9, 48), *U. laevis* (33, 64, 94).

L. muralis (Schreb.) Rabenh. На туфе и известняке альпийских горок (103).

L. symmicta (Ach.) Ach. На коре стволов *Acer platanoides* (8, 9, 12, 19, 28, 36, 46, 47, 86, 117, 122, 131, 132, 145), *A. tataricum* (132), *Armeniaca mandshurica* (108), *Betula* sp. (118), *Cercidiphyllum japonicum* (140), *Fraxinus excelsior* f. *argenteo-variegata* (129), *F. excelsior* (108, 124), *Fraxinus* sp. (3), *Juglans ailanthifolia* (85), *J. cinerea* (87), *J. mandshurica* (85), *Larix sibirica* (14/20), *Populus balsamifera* (86), *P. deltoides* (17), *Pyrus communis* (87), *Quercus borealis* (107), *Q. robur* (8, 65, 69, 107, 119, 129), *Quercus* sp. (129), *Salix alba* (89), *S. fragilis* (1), *Tilia europaea* (144), *T. platyphyllos* (67), *Ulmus laevis* (3, 33, 55, 64, 81, 85, 89, 95, 118).

Lepraria incana (L.) Ach. На коре стволов *Acer platanoides* f. *schwedleri* (63), *A. pseudoplatanus* (19), *Betula davurica* (102), *Fraxinus pennsylvanica* (21), *Malus cerasifera* (88, 108), *M. prunifolia* (118), *Quercus robur* (92, 135), *Salix fragilis* (26), *Tilia cordata* (51), *Ulmus glabra* (130), *U. laevis* (66, 71, 74); на известняке среди мха на альпийской горке (101).

Melanelia exasperata (De Not.) Essl. На коре *Fraxinus excelsior* (74).

M. exasperatula (Nyl.) Essl. На коре *Acer platanoides* (74), *A. saccharinum* (36), *Fraxinus* sp. (17), *Ulmus glabra* (36).

Parmelia sulcata Taylor. На коре стволов и ветвей *Acer laetum* (19), *A. platanoides* (7, 60, 74, 77, 90, 108, 117, 121, 122, 132, 135, 139), *A. platanoides* f. *rubrum* (115), *A. platanoides* f. *schwedleri* (63), *A. platanoides* f. *stollii* (90), *A. saccharinum* (36), *A. saccharinum* f. *laciniatum* (104), *A. spicatum* (19), *A. tataricum* (132), *Alnus glutinosa* (3, 28), *Armeniaca mandshurica* (108), *Betula pendula* (4, 18, 94), *Crataegus curvisepala* (133), *C. douglasii* (106), *C. stevenii* (107), *Euonymus europaea* (27), *Fraxinus excelsior* (108), *F. excelsior* f. *argenteo-variegata* (129), *Hydrangea bretschneideri* (94, 104), *Juglans cinerea* (87), *J. mandshurica* (16, 87), *Laburnum* × *waterery* (107), *Larix sibirica* var. *viridiflora* (74), *Malus cerasifera* (88, 108, 119), *M. sylvestris* (117), *Quercus alba* (110), *Q. mongolica* (24), *Q. robur* (86, 119), *Padus avium* (57), *Populus balsamifera* (8, 86), *P. laurifolia* (78, 89),

P. trichocarpa (17, 121), *Populus* sp. (89), *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* (104), *Pyrus communis* (87, 92), *Rhamnus cathartica* (140), *Salix alba* (89), *S. caprea* (5, 23, 50, 139), *S. fragilis* (88), *Sambucus racemosa* (132), *Sorbus alnifolia* (104), *S. intermedia* (50), *Syringa vulgaris* (116, 117, 119), *S. josikaea* (121), *Tilia caucasica* (94), *T. praecox* (105), *Tilia* sp. (142), *Ulmus glabra* (127, 138), *U. glabra* 'Camperdownii' (113), *U. laevis* (36, 48, 56, 94), *Viburnum lentago* (37, 102, 116), *V. opulus* (94).

Parmeliopsis ambiqua (Wulfen) Nyl. На коре *Larix decidua* f. *pendula* (94).

Peltigera didactyla (With.) J. R. Laundon. На туфе и известняке среди мха на альпийских горках (103).

Примечание. По-видимому, вид сохранился с 1922 г. (см. выше).

P. rufescens (Weiss) Humb. На туфе и известняке среди мха на альпийских горках (101, 102).

Phaeophyscia orbicularis (Neck) Moberg. На коре *Acer platanoides* (135), *Euonymus europaea* (131).

Physcia adscendens (Fr.) H. Olivier. На коре *Malus cerasifera* (107), *Populus maximowiczii* (108), *Populus* sp. (60).

P. caesia (Hoffm.) Fürnr. На известняке (101, 103) и туфе (103) альпийских горок.

P. dubia (Hoffm.) Lettau. На коре *Populus* sp. (89); на граните на альпийской горке (101).

P. stellaris (L.) Nyl. На коре *Acer saccharinum* (36).

P. tenella (Scop.) DC. На коре *Acer platanoides* (122, 140), *Betula albo-sinensis* var. *septentrionalis* (128), *Malus baccata* (145), *M. cerasifera* (119, 145), *Rhamnus cathartica* (119, 140), *Quercus mongolica* (24), *Viburnum lantana* (116), *V. lentago* (116).

Scoliciosporum chlorococcum (Graewe ex Stenh.) Vězda. На коре *Acer miyabei* (19), *A. platanoides* (18, 26, 90, 95, 121, 133, 145), *A. platanoides* f. *rubrum* (115), *A. pseudosieboldianum* (19, 23), *A. rubrum* (105), *A. saccharinum* f. *laciniatum* (104), *Betula pendula* (18, 37, 121, 139), *Carpinus betulus* (133), *Catalpa ovata* (114), *Cerasus vulgaris* (114), *Cercidiphyllum japonicum* (65), *C. magnificum* (106), *Fraxinus excelsior* (25, 94), *F. oxycarpa* (133), *F. pennsylvanica* (12), *Fraxinus* sp. (17), *Juglans higra* (142), *J. mandshurica* (87), *Kalopanax septemlobus* (133), *Larix laricina* (57), *L. occidentalis* (133), *Malus baccata* (121, 145), *M. cerasifera* (119, 145), *M. domestica* (116, 143), *M. prattii* (119), *M. prunifolia* (118, 133), *Phellodendron amurense* (133), *P. japonicum* (133), *Pinus kochiana* (119), *P. pallasiana* (106), *P. resinosa* (133, 142), *P. peuce* (133), *Populus alba* (117), *P. deltoides* (17), *P. trichocarpa* (121), *Pseudotsuga menziesii* (116), *Pterocarya rhoifolia* (82), *Pyrus communis* (87), *Quercus alba* (110), *Q. mongolica* (24), *Q. robur* (57, 68, 89, 94, 119, 121, 128, 130, 138, 144), *Salix caprea* (5, 23), *S. fragilis* (1), *Sambucus racemosa* (140), *Sorbus alnifolia* (104), *S. mougeottii* (25), *Syringa amurensis* (143), *S. villosa* (108), *S. vulgaris* (103, 117, 119, 144), *S. josikaea* (121), *Tamarix ramosissima* (101), *Tilia cordata* (12, 25, 90, 144), *T. pekinensis* (94), *T. platyphyllos* (107, 129), *T. praecox* (105), *Tilia* sp. (94), *Thuja occidentalis* (138), *Ulmus glabra* (19, 40, 48, 106, 127), *U. laevis* (36, 48, 56, 84, 85, 122, 133, 142), *Weigela florida* (145), *Viburnum lentago* (37, 102).

Verrucaria muralis Ach. На гранитных и бетонных поребриках дорожек (119); на известняке (71, 101, 102) и туфе (119) альпийских горок (119).

V. nigrescens Pers. На туфе (101, 103) и известняке (101—103, 132) альпийских горок.

Vezdaea aestivalis (Ohlert) Tscherm-Woess et Poelt. На дерновинках мха на альпийских горках (101, 102).

Примечание. Впервые вид найден здесь в 1975 г.

Vulpicida pinastri (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai. На коре *Acer platanoides* f. schwedleri (63), *A. pseudosieboldianum* (23), *Betula pendula* (139), *Cerasus vulgaris* (114), *Fraxinus excelsior* (74, 94), *Juglans cinerea* (87), *J. mandshurica* (107), *Larix decidua* f. *pendula* (94), *Malus prunifolia* (118), *Quercus mongolica* (24), *Q. robur* (94), *Ulmus glabra* (130).

Xanthoria parietina (L.) Th. Fr. На коре *Malus cerasifera* (119).

X. polycarpa (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber. На коре *Acer tataricum* (132), *Aesculus hippocastanum* (64), *Euonymus europaea* (131), *Crataegus curvisepala* (133), *Populus laurifolia* (89), *Syringa vulgaris* (64), *Ulmus laevis* (36), *Weigela florida* (145).

Более всего в парке видов родов *Cladonia* (7 видов), *Lecanora* (5), *Physcia* (5). Лишайники распределены по территории парка неравномерно, больше всего их в центральной части (см. рисунок).

32 вида лишайников произрастают на стволах деревьев и кустарников. Лишайники обнаружены на 120 видах и 8 разновидностях деревьев и кустарников — большей частью интродуцентов из Северной Америки, Азии и Европы (см. таблицу). Наиболее часто лишайники встречаются на стволах и ветвях, иногда на высоте 3—4 м. Они обнаружены на стволах 411 экз., что составляет 11.7% от общего числа деревьев в парке. При этом около половины (195 деревьев) — лиственные породы, составляющие основу древостоя: *Ulmus glabra* (39%), *Quercus robur* (29), *Tilia cordata* (22.8), *Acer platanoides* (16.2), *Ulmus laevis* (14%). Лишайники развиваются и на стволах очень редких видов, таких как *Catalpa ovata*, *Kalopanax septemlobus*, *Pterocarya rhoifolia*, *Cercidiphyllum magnificum*, *Tamarix ramosissima*, *Metasequoia glyptostroboides*.

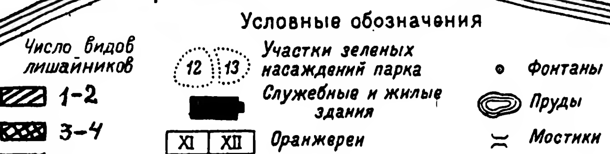
Некоторые лишайники поселяются на многих древесных породах: это *Hypogymnia physodes* (встречен на 84 породах), *Scoliciosporum chlorococcum* (на 58), *Parmelia sulcata* (на 48), *Lecanora hagenii* (на 26), *L. symmicta* (на 23 породах). Другие обнаружены только на одной или нескольких породах. Строгой приуроченности видов лишайников к определенным древесным породам нами не выявлено. Однако разные виды последних заселяются лишайниками по-разному (см. таблицу). Например, из 127 экз. *Tilia cordata*, имеющихся в парке, только 28 заселены лишайниками (22%), из 21 экз. *T. europea* — всего 1 (4.9%), из 28 экз. *T. platyphyllos* — 2 (7.2%). Из 295 экз. *Ulmus laevis* лишайники найдены на 42 (14%), а на *U. glabra* — на 14 экз. из 36 (39%). Из 49 таксонов рода *Acer* лишайники встречены на деревьях только 15 таксонов, тогда как у рода *Quercus* они обнаружены на стволах всех 4 видов (на наиболее крупных экземплярах).

В коллекции хвойных пород в парке насчитывается 78 видов и 22 формы, лишайниками они заселяются редко. Например, не обнаружены лишайники на представителях 8 родов хвойных (*Picea*, *Abies*, *Taxus*, *Juniperus*, *Tsuga* и др.) из 13 имеющихся в коллекции. Лишайники отмечены всего на 2 экз. (из 194) рода *Thuja*, на 6 экз. (из 62) *Larix sibirica* (на *L. davurica* такого же возраста они не обнаружены).

Из кустарников наиболее часто лишайники заселяют роды *Viburnum* (20.6%, особенно *V. lentago* — 80% экз.), *Hydrangea* (7.1), *Syringa* (6.4%), т. е. высокие (2.5—4 м) кустарники с хорошо развитыми, длительно существующими (30 лет и более) скелетными осями. На невысоких кустарниках (до 1.5 — 2 м) лишайники найдены лишь дважды на видах рода *Weigela*.

На гранитных и бетонных поребриках дорожек парка обнаружено 5, а на туфе и известняке альпийских горок — 14 видов лишайников. На пне в парке встречен всего 1 вид — *Cladonia coniocraea*.

Среди лишайников, найденных в парке, преобладают виды, характерные для городских условий, в том числе такие нитрофильные виды, как *Lecanora*



Карта распространения лишайников в парке Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

Список деревьев и кустарников парка БИН, на которых обнаружены лишайники

Виды	Класс возраста	Число видов лишайников	Число экземпляров деревьев и кустарников (всего/с лишайниками)
Larix decidua Mill. f. *pendula* Regel	XIX	2	5/2
L. decidua f. *pendulina* Regel	XIX	6	2/1
L. laricina (Du Roi) C. Koch	VIII	1	3/1
L. occidentalis Nutt.	II	1	1/1
L. sibirica Ledeb.	X, XII	3	62/6
L. sibirica var. *viridiflora* Szaf.	IX	1	4/1
Metasequoia glyptostroboides Hu et Cheng	V	1	4/1
Pinus kochiana Klotzsch. ex C. Koch	III	1	1/1
P. pallasiana D. Don	V	1	1/1
P. peuce Griseb.	IV	1	11/1
P. resinosa Ait.	II	1	5/2
Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco var. *glauca* (Beissn.) Franco	IV	3	5/2
Thuja occidentalis L.	VI	2	194/2
Acer glabrum Torr.	IV	1	2/1
A. laetum C. A. Mey.	VI	2	2/1
A. mandshuricum Maxim.	VI	1	2/1
A. miyabei Maxim.	VI	2	3/2
A. platanoides L.	VI—IX	10	318/52
A. platanoides f. *rubrum* Herd.	VII	4	1/1
A. platanoides f. *schwedleri* (C. Koch) Schwer.	XI—XII	5	2/1
A. platanoides f. *stollii* Spaeth	VII	2	1/1
A. pseudoplatanus L.	VII—VI	2	9/4
A. pseudosieboldianum (Pax) Kom.	VII, IV	3	3/3
A. rubrum L.	IX—X	2	1/1
A. saccharinum L.	XII—XIII	6	3/2
A. saccharinum f. *laciniatum* Pax	XI	4	2/1
A. spicatum Lam.	VII	2	4/1
A. tataricum L.	IX, X	4	10/4
Aesculus hippocastanum L.	VI	2	7/1
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.	V, VII	2	3/2
A. incana (L.) Moench	VIII	1	13/1
Armeniaca mandshurica (Maxim.) Skvorts.	IV	2	4/1
Betula albo-sinensis Burk. var. *septentrionalis* C. K. Schneid.	VII	2	1/1
B. davurica Pall.	VIII	2	1/1
B. pendula Roth	VII—IX	6	69/9
B. platyphylla Sukacz.	VII	1	2/1
Betula sp. (участок 133)	V	1	1/1
Betula sp. (участок 118)	V	2	1/1
Betula sp. (участок 28)	VI—VII	2	7/7
Betula sp. (участок 93)	V	1	1/1
Carpinus betulus L.	V	1	3/2
Catalpa ovata D. Don	V	4	3/2
Cerasus vulgaris Mill.	VI	4	6/4
C. vulgaris f. *plena* (L.) Sok.	IX	1	1/1
Cercidiophyllum japonicum Siebold et Zucc.	VII	3	11/1
C. magnificum Nakai	V	1	6/2
Crataegus curvisepala Lindm.	V	3	26/2
C. douglasii Lindl.	VII	2	1/1
C. horrida Medic.	VII	1	34/1
C. monogyna Jacq. f. *flore rubro-plena* Hort.	VI	1	1/1
C. steveni Pojark.	IV	2	1/1
Euonymus europaea L.	VII	3	6/2

Продолжение таблицы

Виды	Класс возраста	Число видов лишайников	Число экземпляров деревьев и кустарников (всего/с лишайниками)
Fraxinus excelsior L.	VIII—X	7	39/10
F. excelsior f. *argenteo-variegata* (West.) Schelle	VII	2	1/1
F. excelsior f. *diversifolia* (Ait.) Lingelsn.	IV	1	2/1
F. oxycarpa Willd.	IV	1	2/1
F. pennsylvanica Marsh.	IX—X	2	7/3
Fraxinus sp. (участок 68)	VII	1	1/1
Fraxinus sp. (участок 17)	VI	2	1/1
Fraxinus sp. (участок 3)	VI	2	1/1
Hydrangea bretschneideri Dipp.	VII	2	28/2
Juglans ailanthifolia Carr.	VII	2	3/1
J. cinerea L.	V	5	10/2
J. mandshurica Maxim.	V	6	14/8
J. mandshurica × *J. cinerea*	V	1	1/1
J. nigra L.	V	1	1/1
Kalopanax septemlobus (Thunb.) Koidz.	V	1	1/1
Laburnum × *waterery* Dipp.	IV	2	1/1
Malus baccata (L.) Borkh.	VII	4	8/2
M. cerasifera Spach	VII	10	17/10
M. domestica Borkh.	VII, V	3	7/2
M. prattii (Hemsl.) C. K. Schneid.	VII	1	1/1
M. prunifolia (Willd.) Borkh.	VII	5	6/3
M. sylvestris Mill.	VII	1	1/1
Malus sp. (участок 133)	VII	1	1/1
Padus avium (L.) Mill.	VII, IV	2	59/2
P. virginiana (L.) Borkh.	IV	1	17/1
Phellodendron amurense Rupr.	VII	1	15/1
P. japonicum Maxim.	VII	1	7/3
Populus alba L.	VIII	2	1/1
P. balsamifera L.	VIII	2	5/3
P. deltoides Marsh.	IX	4	1/1
P. laurifolia Ledeb.	VIII	3	3/3
P. maximowiczii A. Henry	VIII	1	1/1
P. tremula L. f. *pyramidalis* Sok.	V	1	5/4
P. trichocarpa Torr. et Gray	IX	4	1/1
Populus sp. (участок 48)	IX	1	4/1
Populus sp. (участок 60)	VIII	1	1/1
Populus sp. (участок 89)	VIII	3	1/1
Pterocarya rhoifolia Siebold et Zucc.	VII	1	2/1
Prunus sp. (участок 133)	V	1	1/1
Pyrus communis L.	IX	5	5/3
Quercus alba L.	X	4	1/1
Q. borealis Michx. f.	VI	2	6/2
Q. mongolica Fisch. ex Ledeb.	V	6	1/1
Q. robur L.	X—XXI	12	204/58
Quercus sp. (участок 129)	X	1	1/1
Rhamnus cathartica L.	VII	2	33/2
Salix alba L.	VI	2	1/1
S. caprea L.	V—VI	3	8/5
S. fragilis L.	V—X	6	11/4
S. schwerinii E. Wolf	VI	1	4/2
Sambucus racemosa L.	IV—V	3	8/2
Sorbus alnifolia (Siebold et Zucc.) C. Koch	IV	2	1/1
S. aucuparia L.	V	1	32/2
S. torminalis (L.) Crantz	VI	1	1/1
S. mougeottii Soy.-Willem. et Godr.	V	2	2/1

Виды	Класс возраста	Число видов лишайников	Число экземпляров деревьев и кустарников (всего/с лишайниками)
S. intermedia (Ehrh.) Pers.	VI	2	3/1
Syringa amurensis Rupr.	VI	1	4/1
S. josikaea Jacq. f.	VII	3	86/2
S. reticulata (Blume) Hara	V	1	8/1
S. villosa Vahl	VII	2	20/2
S. vulgaris L.	VI—VII	5	127/10
Tamarix ramosissima Ledeb.	VI	2	2/1
Tilia caucasica Rupr.	IX	1	1/1
T. cordata Mill.	VII—XII	4	127/28
T. europaea L.	VIII	1	21/1
T. pekinensis Rupr.	IV	2	1/1
T. platyphyllos Scop.	VI—IX	5	28/2
T. praecox A. Br.	X	3	1/1
Tilia sp. (участок 94)	IV	1	1/1
Tilia sp. (участок 142)	IV	3	1/1
Ulmus laevis Pall.	VII—IX	8	295/42
U. glabra Huds.	VII—VIII	5	36/14
U. glabra Huds. 'Camperdownii'	IX	5	2/1
Viburnum lantana L.	VII	2	18/1
V. lentago L.	VII	4	5/4
V. opulus L.	VII	2	11/2
Weigela florida (Bunge) A. DC.	IV	2	11/1
W. middendorffiana (Carr.) C. Koch	V	1	1/1

Примечание. Класс возраста принят за 10 лет.

hagenii, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Physcia dubia* и др. Интересны находки лишайников, обитающих обычно в лесах или больших по площади лесопарках (*Bryoria subcana*, *Cetrelia olivetorum*, *Cetraria chlorophylla*). Следует отметить, что слоевища лишайников имеют в основном некрупные размеры, они зачастую представлены в виде зачатков 2—3 мм в диам. Безусловно, будет интересно проследить за их дальнейшим развитием.

Выражаем признательность С. В. Соколовой и М. П. Андрееву за указания мест хранения гербарных образцов.

Работа выполнена при поддержке Фонда Дж. Сороса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Еленкин А. А. I. Лихенологические заметки // Изв. Имп. С.-Петерб. бот. сада. 1901. Т. 1. С. 117—123.

Головач А. Г. Деревья, кустарники и лианы Ботанического сада БИН АН СССР. Л., 1980. 188 с.

Гусев Ю. Д. Растения Кавказа и Крыма в альпинарии БИН АН СССР. М.—Л., 1962. 84 с.

Замятнин Б. Н. Путеводитель по парку Ботанического института. М.—Л., 1961. 128 с.

Липский В. И. Санкт-Петербургский ботанический сад за 200 лет его существования (1713—1913). Ч. 1. СПб., 1913. 412 с.

Регель Э. Л. Путеводитель по Санкт-Петербургскому ботаническому саду. СПб., 1873. 174 с.

Савич В. П. Лишайники как объект экскурсии в черте города // Естественно-исторические экскурсии по Петрограду. М.—Пгр., 1923. С. 140—151.

Связева О. А., Комарова В. Н., Сафронова И. А. и др. Дендроколлекция парка Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1333—1343.

Траутфеттер Р. Э. Краткий очерк истории Санкт-Петербургского ботанического сада // Тр. С.-Петерб. бот. сада. 1873. Т. II. Вып. 1. С. 145—304.

Уханов В. В. Парк Ботанического института Академии наук СССР. М.—Л., 1936. 168 с.

Poelt J., Dobbeler P. Uber moosparasitische Arten der Flechtengattungen *Micarea* und *Vezdaea* // Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. u. Pflanzengeogr. 1975. Bd 77. H. 1-4. S. 328—352.

Savicz V. P. Lichenotheca Rossica. Decas X. N 99. Leningrad, 1960. (Edit. Inst. Bot. nom. V. L. Komarovii Acad. Sci. URSS).

Terechovsky M. M. Catalogus Plantarum Horti Imperialis medici botanici Petropolitani in Insula apotecaria. Petropoli, 1796. 142 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 VII 1994

SUMMARY

The lichens of the park of the Botanical Institute, situated in the centre of St. Petersburg, were investigated. 43 lichen species were found on different subsrates: on 120 tree and shrub species, including trees introduced from North America, Asia and Europe, on stones of the alpinarium, wood and on the path's protection. The checklist of lichens with indication of their exact position and habitat, and the checklist of trees with indication of age and number of lichens are given. Lichen distribution in the park is considered, the distribution map is given.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.736

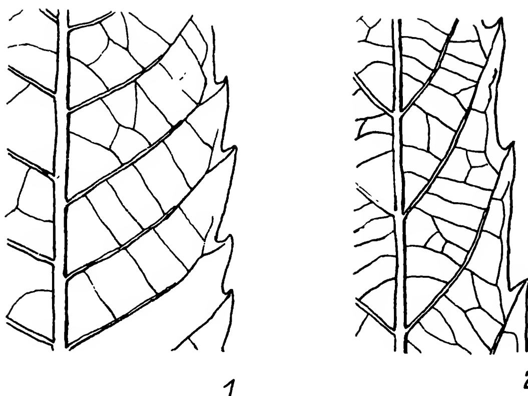
И. А. Ильинская

О ТИПИФИКАЦИИ РОДА *DRYOPHYLLUM* (*FAGACEAE*)

I. A. ILJINSKAYA. ON THE TYPIFICATION ON THE GENUS *DRYOPHYLLUM* (*FAGACEAE*)

Действительное обнародование рода *Dryophyllum* Debey ex Sap. осуществлено в 1868 г. на разнородном материале. Первый выбор части, за которой закреплено название *Dryophyllum*, сделан в 1878 г. G. Saporta и A. Marion. Лектотип рода *Dryophyllum* Debey ex Sap.: *D. paleaocastanea* Sap. Для вида *D. subcretaceum* Sap. дана новая комбинация *Carya subcretacea* (Sap.) Iljinskaja.

Впервые название рода *Dryophyllum* Debey ex Sap. было опубликовано G. Saporta в 1865 г. (с. 46), однако этот год не является датой действительного обнародования рода *Dryophyllum*, поскольку в этой работе название рода *Dryophyllum* Debey сопровождалось только ссылкой на рукопись M. Debey и описанием 2 видов — *D. subcretaceum* Sap. и *D. lineare* Sap., а диагноз рода отсутствовал. Первое действительное обнародование этого рода осуществлено в 1868 г. в монографии Saporta, посвященной палеоценовой флоре Сезанна. В ней опубликован первый диагноз рода *Dryophyllum*: «Folia lanceolata, oblonga vel oblongo-linearia, saepius dentata, rarius integra, penninervia, nervi secundarii in foliis dentatis suboppositi numerosi paralleli plus minusve curvati secusque marginem furcati, in foliis autem integris curvato-anastomosati, nervi tertiarii transversim decurrentes simplices vel furcati venulis sensu contrario emissis religati» (с. 347). Расплывчатость диагноза обусловлена тем, что он основан на разнородном материале: к роду были отнесены 4 вида — *D. subcretaceum* Sap., *D. palaeocastanea* Sap., *D. lineare* Sap. и *D. integrum* Sap., принадлежащих, как потом выяснилось, к разным семействам. В монографии о палеоценовой флоре Гелиндена G. Saporta и A. Marion (1873) рассмотрели родственные связи и положение рода *Dryophyllum* в сем. *Fagaceae* и привели в составе рода 2 меловых вида (*D. cretaceum* Debey — с изображением 3 отпечатков листьев, *D. geinitzianum* Goepp.) и 7 палеоценовых (*D. subcretaceum* Sap., *D. palaeocastanea* Sap., *D.* (*Castanea*) *saportae* Watel. (с изображением), *D. dewalquei* Sap. et Marion, *D. laxinerve* Sap. et Marion, *D. curticellense* (Watel.) Sap et Marion, *D. vittatum* Sap. et Marion). Из них 4 последних вида были описаны в этой работе. В более поздней работе, посвященной ревизии флоры Гелиндена (Saporta, Marion, 1878 : 50), был уточнен объем рода (в заголовке он дан как *Dryophyllum* Debey (emend.)) и дан новый диагноз: «Folia margine serrata, serraturis simplicibus, acutis, limbo foliorum plus minusve elongato apiceque acuminato; nervis secundariis multiplicibus, extremi apice furcatis, ramulo principali in dentes pergentibus». Этот диагноз четко ограничивает объем рода *Dryophyllum* и определяет его принадлежность к сем. *Fagaceae*. При этом авторы в тексте отметили, что название *Dryophyllum* сохраняется, но его содержание (т. е. объем рода) уменьшится: «Nous conservons cette même dénomination, mais en restreignant quelque peu la signification» (с. 50). После этого уточнения авторы



Характерное для *Dryophyllum* ветвление вторичных жилок у края, ×2.5.

1 — *D. palaeocastanea* Sap. (Saporta, 1868, pl. V, fig. 5); *2* — *D. dewalquei* Sap. et Marion (Saporta, Marion, 1878, pl. 8, fig. 3).

привели только 2 вида из новых сборов флоры Гелиндена — *D. dewalquei* Sap. et Marion и *D. curticellense* (Watel.) Sap. et Marion. Этим уточненным диагнозом Saporta и Marion осуществили первый выбор признаков, определяющих принадлежность к роду *Dryophyllum*. Таким образом, в роде остались только виды с зубчатыми листьями, характеризующимися вторичными жилками, ветвящимися на конце, причем главное ответвление входит в зубец. Эту характерную особенность жилкования листьев *Dryophyllum* можно видеть на рисунке *D. palaeocastanea* (Saporta, 1868), где нижнее более толстое ответвление входит в зубец, а верхнее более тонкое ответвление скользит вдоль края листа, соединяясь с третичными жилками (см. рисунок, *1*). Еще яснее эта особенность жилкования воспроизведена на изображении листа *D. dewalquei* (Saporta, Marion, 1878), увеличенный фрагмент которого приведен на рисунке, *2*. Этим первым выбором признака, характерного для рода *Dryophyllum*, был однозначно определен и выбор лектотипа рода — *D. palaeocastanea* Sap., поскольку из 4 содержащихся в протологе видов только названный вид обладает этим признаком. Остальные же 3 вида имеют другой тип жилкования, что исключает возможность их принадлежности к роду *Dryophyllum* и к сем. *Fagaceae*. Так, у *D. subcretaceum* вторичные жилки, за исключением жилок на верхушке листа, у края листа дуговидно загибаются, отсылая наружу 2—3 тонких ответвления в зубчики, т. е. в зубчик входит нижнее более тонкое ответвление, тогда как более толстое верхнее ответвление поднимается вверх, образуя дугу, которая соединяется с соседней вторичной жилкой. В верхушке листа часть вторичных жилок заканчивается краспедодромно, не ветвясь, в зубчиках, или же некоторые жилки ветвятся у края и оба ответвления входят в зубчики. Вид *D. lineare* характеризуется жилкованием листьев, близким к таковому у *D. subcretaceum*, т. е. на одной половине листа вторичные жилки у него дуговидно загибаются и соединяются друг с другом, а на другой заканчиваются краспедодромно, причем часть из них вильчато ветвится на 2 равных ответвления, которые входят в зубчики. Вид *D. integrum* имеет цельнокрайные листья, что не соответствует диагнозу рода *Dryophyllum*, опубликованному в 1878 г., и поэтому должен быть исключен из этого рода.

Таким образом, лектотипом рода *Dryophyllum* Debey et Sap. является *D. palaeocastanea* Sap. Из его изображений диагнозу рода соответствует отпечаток, приведенный Saporta (1868) на табл. 5, фиг. 5; этот отпечаток я выбираю в качестве лектотипа вида *D. palaeocastanea*. Именно в этом объеме, уточненном Saporta и Marion (1878), род *Dryophyllum* широко применяется в

палеоботанической литературе. Его виды являются эдификаторами южной субтропической раннепалеогеновой флористической области Евразии.

Во второй половине XX в. возникла номенклатурная путаница вокруг рода *Dryophyllum*. В 1955 г. H. Andrews в «Индексе родовых названий ископаемых растений» ошибочно принял 1865 год за дату действительного обнародования рода *Dryophyllum* и на этом основании сделал незаконный выбор *D. subcretaceum* Sap. в качестве лектотипа рода *Dryophyllum*. Этот выбор должен быть отвергнут, поскольку *D. subcretaceum*, как показано выше, по своему жилкованию не соответствует основному характерному признаку рода *Dryophyllum*, опубликованному в уточненном диагнозе рода *Dryophyllum* в 1878 г. Эти же ошибочные данные о роде *Dryophyllum* повторены во втором издании «Индекса родовых названий» (Andrews, 1970). Я указала в издании «Ископаемые цветковые растения СССР» (Ильинская, 1982) на ошибку Andrews в дате публикации рода, и, как следствие этого, незаконный выбор *D. subcretaceum* в качестве лектотипа рода *Dryophyllum*; я отметила, что из 4 видов, содержащихся в протологе, только *D. palaeocastanea* принадлежит к сем. *Fagaceae*. Однако я тогда не сослалась на новый уточненный диагноз рода (Saporta, Marion, 1878) и, таким образом, не обосновала свой выбор *D. palaeocastanea* в качестве лектотипа рода *Dryophyllum*.

А. А. Колаковский в 1963 г. в качестве лектотипа рода *Dryophyllum* предложил *D. curticellense* (Watel.) Sap. et Marion. Этот выбор можно объяснить тем, что в работе о флоре Сезанна Saporta (1868) поставил *Myrica curticellense* Watel. в синонимы к *Dryophyllum lineare* Sap. А название *Myrica curticellense* опубликовано в 1866 г., т. е. раньше, чем *Dryophyllum lineare*, и является базионимом *D. curticellense* (Wat.) Sap. et Marion. Однако в работе о флоре Гелиндена Saporta и Marion (1873 : 42) отметили, что *D. lineare* Sap. не является синонимом *D. curticellense*. Таким образом, выбор *D. curticellense* (Wat.) Sap. et Marion в качестве лектотипа рода *Dryophyllum* является ошибочным, так как этот вид не входит в протолог рода.

В 1982 г. J. Jones с соавт. опубликовали статью, в которой предприняли попытку узаконить выбор лектотипа рода *Dryophyllum*, сделанный Andrews. Авторы статьи исправили ошибку Andrews в дате действительного обнародования рода, но сделали ошибочное утверждение, что диагноз рода не был уточнен после 1868 г. (Jones et al., 1988 : 206). Незнание того факта, что первый выбор уже осуществлен в 1878 г., привело авторов к ошибочному заключению о лектотипе рода и необходимости пересмотра систематической принадлежности рода — к переводу его в сем. *Juglandaceae* и переименованию всех существующих видов *Dryophyllum*. К счастью, первый выбор родового признака, сделанный Saporta и Marion, надежно закрепил за родом *Dryophyllum* его систематическое положение и выбор лектотипа, и палеоботанике не грозит ввергнуться в путаницу с родом *Dryophyllum*.

Что касается перевода *D. subcretaceum* из сем. *Fagaceae* в сем. *Juglandaceae*, осуществленного Jones с соавт. (1988), то он совершенно обоснован. К сожалению, фотографии типового материала в этой работе приведены только в натуральную величину, при этом не видны многие детали, важные для диагностики рода, например край листа и окончание вторичных жилок и ответвления от вторичных жилок в зубчики в той части пластинки, где вторичные жилки заканчиваются камптодромно. В этом отношении значительно информативнее рисунки в работе Saporta (1868), но они не полностью совпадают с описаниями Jones с соавт. относительно размеров зубчиков, а приведенные фотографии показывают, что третичные жилки изображены на рисунках не совсем точно. Все имеющиеся данные по *D. subcretaceum* позволяют заключить, что эти листочки не могут принадлежать *Pterocarya* или *Cyclocarya*, поскольку у этих родов вторичные жилки в верхушке бокового листочка заканчиваются камптодромно. Сочетание на одном листочке камптодромного и краспедо-

дромного жилкования с сильно дуговидно-изогнутой главной жилкой у лектотипа и клиновидная форма основания у всех листочков, постепенно сужающаяся узкая верхушка и наличие тонкого, относительно длинного черешочка — все эти признаки указывают на принадлежность данных остатков к роду *Carya*. И этот вид получает, таким образом, название **Carya subcretacea (Sap.) Iljinskaja comb. nov.** — *Dryophyllum subcretaceum* Sap. 1865, Ann. Sci. Nat. Sér. 5, 3 : 46, ejusd. 1868, Mem. Soc. Geol. France, Sér. 3, 8, 3 : 347, fig. 10, pl. 5, fig. 1—3. Из современных видов к нему наиболее близок *C. illinoensis* (Wangenh.) K. Koch, имеющий боковые листочки на относительно длинном черешочке (например, у экземпляров из сборов Palmer N 1272 из Техаса (LE) длина черешочка достигает 7 мм). Утверждение Jones с соавт. (1988) того, что наличие длинного черешочка у боковых листочков у современных *Juglandaceae* ограничено *Engelhardieae*, является ошибочным. По часто встречающейся камптодромии в нижней и средней частях листочка вид *C. subcretacea* более сходен с *C. cordiformis* (Wangenh.) K. Koch.

Dryophyllum lineare напоминает *Carya subcretacea* саблевидной главной жилкой и, возможно, тоже принадлежит к *Juglandaceae*, но характер его зубчиков и третичного жилкования, судя по имеющимся изображениям, ставит эту принадлежность под сомнение, хотя и позволяет утверждать, что *Dryophyllum lineare* не принадлежит к сем. *Fagaceae*. Наконец, *D. integrum*, последний вид, заключенный в прологе рода *Dryophyllum*, не принадлежит ни к *Fagaceae*, ни к *Juglandaceae*, так как имеет базальные жилки, которые отходят от главной значительно выше основания листа.

В заключение приношу благодарность С. К. Черепанову за обстоятельные консультации, а также С. Г. Жилину за ценный совет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ильинская И. А. Dryophyllum Debey ex Sap. // Ископаемые цветковые растения СССР. Л., 1982. Т. 2. С. 77—81.

Колаковский А. А. Семейство *Fagaceae* Dumortier, 1829 // Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М., 1963. С. 467—475.

Andrews H. N. Index of generic names of fossil plants, 1820—1950 // Geol. Surv. Bull. 1955. N 1013. P. 1—262.

Andrews H. N. Index of generic names of fossil plants, 1820—1925 // Geol. Surv. Bull. 1970. N 1300. P. 1—354.

Jones J. H., Manchester S. R., Dilcher D. L. Dryophyllum Debey ex Saporta, *Juglandaceous* not *Fagaceae* // Rev. Palaeobot. a. Palynol. 1988. Vol. 56. P. 205—211.

Saporta G. Études sur la végétation du Sud-East de la France a l'époque tertiare // Ann. Sci. Nat. Sér. 5. 1865. Vol. 3. P. 5—152.

Saporta G. Prodrome d'une flore fossile des travertins anciens de Sézanne // Mém. Soc. Geol. France. Sér. 3. 1868. Vol. 8. N 3. P. 289—436.

Saporta G., Marion A. F. Essai sur l'état de la végétation a l'époque des marnes heersiennes de Gelinden. Bruxelles, 1873. 94 p. (Mém. Acad. Roy. Belg. Vol. 37).

Saporta G., Marion A. F. Revision de la flore heersienne de Gelinden. Bruxelles, 1878. 112 p. (Mém. Acad. Roy. Belg. Vol. 41).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 V 1994

SUMMARY

The first valid publication of the genus *Dryophyllum* Debey ex Sap. appeared in 1868. Its description was based on the geterogeneous material, including 4 species belonging to 4 different families, and that was reflected in the diagnosis of the genus. In 1878 Saporta

et Marion emendated the genus *Dryophyllum* and presented the new diagnosis which testified to its membership of the *Fagaceae* and defined the choosing of the *D. palaeocastanea* Sap. as a lectotype of the genus *Dryophyllum* Debey ex Sap. This first choosing of a part of the protologue that retains the generic name *Dryophyllum* remained unknown to Andrews (1970) and to Jones et al. (1988). Moreover, Andrews erroneously considered 1865 as the year of the valid publication of the genus *Dryophyllum*. Selection of *D. subcretaceum* Sap. as a lectotype of the genus *Dryophyllum* made by Andrews (1970) and adopted by Jones et al. (1988) should be rejected based on both cases of erroneous premise and as it was in conflict with the 1878 emendend diagnosis for the genus *Dryophyllum*. *D. subcretaceum* Sap. really belongs to the *Juglandaceae* and it receives a new combination *Carya subcretacea* (Sap.) Iljinskaja.

УДК 582 : 019.942 © Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 1

С. Г. Жилин, С. С. Иконников

ТАКСОНЫ, НАЗВАННЫЕ В ЧЕСТЬ И. Ф. ШМАЛЬГАУЗЕНА

S. G. ZHILIN, S. S. IKONNIKOV. TAXA NAMED IN HONOUR OF I. F. SCHMALHAUSEN

Приведен список вымерших и современных растений, названных в честь Ивана Федоровича Шмальгаузена (Johannes Schmalhausen). Сделаны номенклатурные и таксономические примечания к некоторым таксонам.

ВЫМЕРШИЕ РАСТЕНИЯ [1]

Виды

Acer schmalhausenii Palib. 1901, Изв. Геолог. ком. 20, 45 : 478, табл. 4, *1*, «*Schmalhauseni*», non Rajushk. 1979. Отпечаток листа, Тим, Курская обл., Россия, верхний эоцен.

***Acer schmalhausenii* Rajushk. 1979**, in Раюшкина, Олигоц. фл. Мугоджар и Южн. Алтая: 91, табл. 31, *1*, nom. superfl., non Palib. 1901. Отпечаток плода, Чингистай, Восточно-Казахстанская обл., Республика Казахстан, средний миоцен.

Alnus schmalhausenii Grub. 1956, Тр. БИН АН СССР, сер. 8, Палеоботаника, 1 : 95, табл. 24, *3*. Отпечаток листа, Ашутас, Восточно-Казахстанская обл., Республика Казахстан, нижний миоцен.

Dadoxylon schmalhausenii Zalessky, 1927, Тр. Геолог. ком., нов. сер. 176 : 30, табл. 31, *1—7*, «*Schmalhauseni*».[2] Древесина, Дуванское, Свердловская обл., Россия, пермь.

***Dioonites schmalhausenii* Pimen. 1939**, Геолог. журн. 6, 1-2 : 232, табл. I, *4*. Фитолейма листа, Канев, Марьин овраг, Черкасская обл., Украина, верхний альб, нижний мел. (=*Dnepria schmalhausenii* (Pimen.) Doludenko et Kostina, 1992).

---

[1] Мы не даем таксономических помет к вымершим растениям, ибо далеко не все они имеют определенное положение в системе. Скажем, *Acer schmalhausenii* Palib. не имеет отношения к этому роду, а таксономическая позиция *Dadoxylon schmalhausenii* весьма неясная.

[2] М. Д. Залесский не приводит в этой работе описания вида, но в качестве такового можно расценить весьма диагностичные объяснения к табл. 31, *1—7*, дающие точное понимание объема таксона.

Dnepria schmalhausenii (Pimen.) Doludenko et Kostina, 1992, in Долуденко, Костина, Шилкина, позднеальб. фл. Канева (Украина): 29. Фитолейма листа, Канев, Марьин овраг, Черкасская обл., Украина, верхний альб, нижний мел. (=*Dioonites schmalhausenii* Pimen. 1939).

Pseudolarix schmalhausenii Sveshn. et Budants. 1963, Тр. Аркт. Антаркт. инст. 224 : 228, табл. II, *1*. Отпечаток листа, о-в Новая Сибирь, Деревянные Горы, Республика Саха (Якутия), Россия, турон, верхний мел.

Sigillaria schmalhausenii Zalessky, 1904, Тр. Геолог. ком., нов. сер. 13 : 53, 110, табл. IX, *6*, «*Schmalhauseni*». Отпечаток стебля с листовыми следами, Грушевка, Донецкая обл., Украина, средний карбон.

СОВРЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

Роды

Schmalhausenia C. Winkl. 1892, Тр. Петерб. бот. сада, 12 : 281. (*Asteraceae*).[3]

Секции

Hieracium L. sect. **Schmalhauseniana Zahn, 1907**, Feddes Repert. 4 : 326. (*Asteraceae*).

Виды

***Alexitoxicon schmalhausenii* (Kusn.) Pobed. 1962**, Taxon, 11, 5 : 174. (=*Vincetoxicum schmalhausenii* (Kusn.) Stank. 1949). (*Asclepiadaceae*).

Anthriscus schmalhausenii (Albov) K.-Pol. 1923, Бот. матер. (Ленинград), 4 : 70. (=*Chaerophyllum schmalhausenii* Albov, 1894). (*Apiaceae*).[4]

***Antitoxicum schmalhausenii* (Kusn.) Pobed. 1952**, Фл. СССР, 18 : 684. (=*Vincetoxicum schmalhausenii* (Kusn.) Stank. 1949). (*Asclepiadaceae*).

***Arctium schmalhausenii* Kuntze, 1891**, Rev. Gen. Pl. 1 : 308. (=*Cousinia schmalhausenii* C. Wincl. 1889). (*Asteraceae*).

Astragalus schmalhausenii Bunge, 1880, Тр. Петерб. бот. сада, 7 : 369, «*Schmalhauseni*». (*Fabaceae*).[5]

Cerastium schmalhausenii Pacz. 1889, Зап. Киевск. о-ва естествоисп. 10, 2 : 423, «*Schmalhauseni*». (*Caryophyllaceae*).

***Chaerophyllum schmalhausenii* Albov, 1894**, Bull. Herb. Boiss. 2 : 451, «*Schmalhauseni*». (=*Anthriscus schmalhausenii* (Albov) K.-Pol. 1915). (*Apiaceae*).

---

[3] Род монотипный, единственный вид — *Schmalhausenia nidulans* (Regel) Petrak, 1914; *S. eriophora* (Regel et Schmalh.) C. Winkl. является синонимом.

[4] Комбинация *Anthriscus schmalhausenii* (Albov) K.-Pol. не была обнародована в 1915 г., как сообщают разные авторы; мы считаем верным указание на цитируемую работу в Index Kewensis, Suppl. 7, 1929 : 15.

[5] При различных толкованиях объема рода *Astragalus* это растение может получить название *Sewerzowia turkestanica* Regel et Schmalh.

Cousinia schmalhausenii C. Winkl. 1889, Тр. Петерб. бот. сада, 10 : 474, «*Schmalhauseni*». (=*Arctium schmalhausenii* Kuntze, 1891). (*Asteraceae*).

Cynanchum schmalhausenii **Kusn. 1906 (1905)**, Матер. фл. Кавк. (Fl. Cauc. Crit.), 4, 1 : 469, «*Schmalhauseni*». (=*Vincetoxicum schmalhausenii* (Kusn.) Stank. 1949). (*Asclepiadaceae*).

Delphinium schmalhausenii Albov, 1891, Отчет и тр. Одесск. отд. Российск. о-ва садоводства за 1890 г.: 97, «*Schmalhauseni*». (=*Diedropetala schmalhausenii* (Albov) Galushko, 1976). (*Ranunculaceae*).

Diedropetala schmalhausenii **(Albov) Galushko, 1976**, Нов. сист. высш. раст. 13 : 251. (=*Delphinium schmalhausenii* Albov, 1891). (*Ranunculaceae*).

Erigeron schmalhausenii M. Pop. 1940, Бот. матер. (Ленинград), 8, 4 : 51. (*Asteraceae*).[6]

Hieracium schmalhausenianum **Litv. et Zahn, 1907**, Feddes Repert. 4 : 327, nom. superfl. (=*H. atrosepalum* Schmalh. 1892). (*Asteraceae*).[7]

Inula schmalhausenii C. Winkl. 1886, Тр. Петерб. бот. сада, 9, 2 : 420, «*Schmalhauseni*». (*Asteraceae*).

Ornithogalum schmalhausenii Albov, 1891, Отчет и тр. Одесск. отд. Российск. о-ва садоводства за 1890 г.: 108, «*Schmalhauseni*». (*Liliaceae*).

Rosa schmalhauseniana Chrshan. 1954, Фл. УРСР, 6 : 581. (*Rosaceae*).

Salvia schmalhausenii Regel, 1872, Тр. Петерб. бот. сада, 6, 1 : 356, «*Schmalhauseni*». (*Lamiaceae*).

Stipa schmalhausenii Roshev. ex Lipsky, 1913—1915, Имп. С.-Петерб. бот. сад за 200 лет существования, 3 : 476, nom. nud., «*Schmalhauseni*». (*Poaceae*).[8]

Vincetoxicum schmalhausenii **(Kusn.) Markgr. 1972**, Bot. Journ. Linn. Soc. (London), 65, 4 : 358, nom. superfl. (=*V. schmalhausenii* (Kusn.) Stank. 1949). (*Asclepiadaceae*).

Vincetoxicum schmalhausenii (Kusn.) Stank. 1949, in Станков, Талиев, Опред. высш. раст. европ. ч. СССР: 569. (=*Cynanchum schmalhausenii* Kusn. 1906 (1905)). (*Asclepiadaceae*).

Подвиды

Delphinium hybridum Willd. subsp. schmalhausenii (Albov) Busch, 1903, Матер. фл. Кавк. (Fl. Cauc. Crit.), 3, 3 : 53. (=*D. schmalhausenii* Albov, 1891). (*Ranunculaceae*).

---

[6] Переименование вида *Erigeron eriocephalum* Regel et Schmalh. 1878, non J. Vahl, 1840.

[7] Название *Hieracium atrosepalum* Schmalh. было напрасно заменено C. Zahn (1907) на цитируемое выше, *H. atrosepalum* является приоритетным, а греко-латинская основа названия — не препятствие для образования нового эпитета.

[8] Этот вид упомянут В. И. Липским (1913—1915) в статье о Шмальгаузене, но ни гербарным материалом, ни позднейшими публикациями существование его не подтверждено.

Альбов Н. Н. Описание новых и наиболее редких видов растений, найденных в Абхазии в 1889—1890 гг. // Отчет и тр. Одесск. отд. Имп. Российск. о-ва садоводства за 1890 год. Одесса, 1891. С. 94—113.

Буш Н. А. Ranunculaceae // Матер. флоры Кавказа (Fl. Cauc. Crit.). 1903. Ч. III. Вып. 3. С. 5—206.

Галушко А. И. Новые таксоны. 2 // Нов. сист. высш. раст. 1976. Т. 13. С. 250—255.

Долуденко М. П., Костина Е. И., Шилкина И. А. Позднеальбская флора Канева (Украина). М., 1992. 127 с.

Залесский М. Д. Ископаемые растения каменноугольных отложений Донецкого бассейна. I. *Lycopodiales* // Тр. Геол. ком. Нов. сер. 1904. Вып. 13. С. 1—126.

Залесский М. Д. Пермская флора уральских пределов Ангариды // Тр. Геол. ком. Нов. сер. 1927. Вып. 176. С. 1—52.

Кузнецов Н. И., Asclepiadaceae // Матер. флоры Кавказа (Fl. Cauc. Crit.). 1905—1906. Ч. IV. Вып. 1. С. 429—476.

Липский В. И. Шмальгаузен Иван Федорович // Императорский Санкт-Петербургский ботанический сад за 200 лет существования. Пгр., 1913—1915. Ч. III. С. 474—479.

Палибин И. В. Некоторые данные о растительных остатках белых песков и кварцевых песчаников Южной России // Изв. Геол. ком. 1901. Т. 20. № 45. С. 447—506.

Пачосский И. Л. Описание новых или малоизвестных растений Херсонской губернии // Зап. Киевск. о-ва естествоисп. 1889. Т. 10. Вып. 2. С. 421—436.

Піменова Н. А. Ценоманська флора околиць м. Канева // Геолог. журн. 1939. Т. 6. Вип. 1-2. С. 229—231.

Победимова Е. Г. Род *Antitoxicum* Pobed. // Флора СССР. М.—Л., 1952. Т. 18. С. 674—709.

Попов М. Г. Новые виды рода *Erigeron* из Средней Азии // Бот. матер. Герб. Бот. ин-та. 1940. Т. 8. Вып. 4. С. 49—56.

Раюшкина Г. С. Олигоценовая флора Мугоджар и Южного Алтая. Алма-Ата, 1979. 123 с.

Сиско Р. К., Рутилевский Г. Л., Свешникова И. Н., Буданцев Л. Ю. Новые материалы по ископаемой флоре о. Новая Сибирь / Тр. Аркт. Антаркт. ин-та. 1963. Т. 224. С. 222—233.

Станков С. С., Талиев В. И. Определитель высших растений европейской части СССР. М., 1949. 1150 с.

Хржановский В. Г. Род Шипшина — *Rosa* L. // Флора УРСР. Київ, 1954. Т. 6. С. 177—280, 581—582 (222).

Ярмоленко А. В., Грубов В. И. Betulaceae // Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. 1956. Вып. 1. С. 89—98.

Alboff N. Nouvelles contributions a la Flore de la Transcaucasie. II. Quelques nouvelles du Caucase // Bull. Herb. Boiss. 1894. T. 2. P. 448—455.

Bunge A. Supplementum as Astragaleas Turkestaniae // Тр. Петерб. бот. сада. 1880. Т. 7. Вып. 1. С. 363—380.

Kuntze K. E. O. Revisio generum plantarum vascularium omnium atque cellularium multarum secundum leges nomenclaturae internacionales cum enumeratio plantarum exoticarum in itenere mundi collectarum ... Commissionen. Leipzig—London etc., 1891. Pars 1. P. 1—374.

Markgraf F. Asclepiadaceae (224). *Vincetoxicum* N. M. Wolf // Bot. Journ. Linn. Soc. 1972. Vol. 65. N 4. P. 358.

Pobedimova E. A note of genera *Vincetoxicum* Walter and *Alexitoxicon* Saint-Lager // Taxon. 1962. Vol. 11. N 5. P. 173—174.

Petrak F. Über *Schmalhausenia* C. Winkl., eine verkante Compositengattung aus Zentralasien // Allg. Bot. Zeitschr. 1914. Bd 20. S. 117—118.

Regel E. Descriptiones plantarum novarum et minus cognitarum. Fasc. 6 // Тр. Петерб. бот. сада. 1978. Т. 5. Вып. 2. С. 577—646.

Regel E. Descriptiones plantarum novarum et minus cognitarum. Fasc. 7 // Тр. Петерб. бот. сада. 1879. Т. 6. Вып. 1. С. 287—538.

Schmalhausen J. Neue Pflanzenarten aus dem Kaukasus // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1892. Bd 10. S. 284—294.

Winkler C. Decas Compositarum novarum Turkestaniae nec non Bucharae incolarum // Тр. Петерб. бот. сада. 1886. Т. 9. Вып. 2. С. 417—428.

Winkler C. Decas quarta Compositarum novarum Turkestaniae nec non Bucharae incolarum // Тр. Петерб. бот. сада. 1889. Т. 10. Вып. 2. С. 467—479.

Winkler C. Synopsis specierum generis *Cousiniae* Cass. // Тр. Петерб. бот. сада. 1889. Т. 12. Вып. 7. С. 181—286.

Zahn C. H. Hieracia Caucasica nova a D. Litwinow, Petropolitano, annis 1905 et 1906 in Caucas boreali lecta // Repert. nov. spec. regni veget. 1907. Bd 4. H. 73/74. S. 321—330.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 VII 1994

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 561 (47+57)

ОСНОВНЫЕ ВЕХИ ЖИЗНИ ИВАНА ФЕДОРОВИЧА ШМАЛЬГАУЗЕНА (1849—1894)

N. S. SNIGIREVSKAYA. BRIEF BIOGRAPHIC ASSAY OF IVAN FEDOROVICH SCHMALHAUSEN (1849—1894)

Иоганн Шмальгаузен (по-русски Иван Федорович Шмальгаузен) родился в Санкт-Петербурге 3 апреля (по старому стилю) 1849 г. в семье Иоганна Дитриха Шмальгаузена, приехавшего в Россию из Бремена. Иоганн Дитрих закончил Берлинский университет, где занимался преимущественно математикой. В России он получил звание учителя в Дерптском университете и был назначен инспектором в Ревельское училище. Затем он был переведен в С.-Петербургский педагогический институт на должность воспитателя, после закрытия института стал работать помощником библиотекаря С.-Петербургского университета и Императорской академии наук. Иоганн Дитрих был разносторонне образованным человеком, большое внимание уделял воспитанию своих детей, особенно младшего — Иоганна. Он возбудил в нем интерес к естественным наукам, музыке, живописи и языкам.



В России Иоганна Дитриха Шмальгаузена стали называть Федором Федоровичем. Появившиеся таким образом у младшего Иоганна (Iohann Hermann Friedrich) отчество «Федорович» вместе с русским именем «Иван» широко использовали его коллеги, хотя в публикациях на русском языке он отчество не указывал.

Под влиянием матери Доротеи Шмальгаузен 18-летний сын после окончания Ларинской гимназии поступил в Медико-хирургическую академию, но не смог работать в анатомическом театре и перешел на физико-математическое отделение С.-Петербургского университета. Иоганн одновременно занимался на двух кафедрах — зоологии и ботаники. Однако по совету А. Н. Бекетова вскоре целиком переключился на ботанику, занявшись систематикой и морфологией растений. При этом он увлекся еще и анатомией

растений, в значительной мере под влиянием А. С. Фаминцина, блестяще владевшего микроскопической техникой и обучившего ей Иоганна.

В годы, проведенные в университете, Иоганн занимался изучением флоры С.-Петербургской губернии (более подробно см.: Цвелев, 1995), в частности интересовался злаками. За курсовую работу «О последовательности образования побегов в соцветии злаков» в 1870 г. он был награжден золотой медалью.

В 1871 г. Иоганн закончил университет и был оставлен на 2 года для подготовки к профессорскому званию. В 1874 г. получил степень магистра, представив работу «О растительных помесях. Наблюдения из Петербургской флоры». В приложении к этой работе он блестяще отозвался о статье Г. Менделя «Опыты над растительными помесями», с которой, однако, ознакомился уже по завершении своей работы. Как отмечал А. Е. Гайсинович (1935, 1965), это было первое изложение не только на русском, но и на немецком языках в России знаменитого труда Менделя его современником.

После получения степени магистра Шмальгаузен был командирован в Страсбург, где продолжил занятия ботаникой в лаборатории анатома и миколога A. De Bary, а также занялся палеоботаническими исследованиями под руководством уже известного тогда ученого W. Schimper — автора многотомного труда «Traité de paléontologie végétale» (1869—1874).

Иоганн посетил также Цюрих, где под руководством палеоботаника, известного исследователя третичных флор Арктики O. Heer изучал ископаемые растения. Далее он продолжил ботанические и палеоботанические исследования в Берлине, Мюнхене, Вене и Праге. Собрал обширный гербарий, в частности средиземноморской флоры.

В 1876 г. Иоганн вступил в брак с Луизой Людвиг (Луизой Людвиговной) из Бремена. Она увлекалась ботаникой. Общие интересы сыграли определенную роль в их духовном сближении. У них было трое детей — два сына и дочь. Младший сын Иван стал впоследствии знаменитым биологом, зоологом, был избран действительным членом АН СССР.

По возвращении в Россию (1876 г.) Иоганн начал работать в Императорском ботаническом саду в должности консерватора растений. Ему также приходилось много внимания уделять вопросам разведения живых растений. По предложению директора Ботанического сада Э. Л. Регеля он стал изучать флору Туркестана.

В 1877 г. Шмальгаузен получил степень доктора ботаники, представив к защите работу «Исследование над развитием млечных вместилищ растений». В том же году в С.-Петербургском университете он получил звание приват-доцента и начал читать (впервые в России) курс лекций по палеоботанике.

С 70-х годов XIX в. Шмальгаузен начал исследовать ископаемые растения с территории России. При этом его деятельность как палеоботаника совпала по времени с организацией в России Геологического комитета (Геолкома) в 1882 г. Одной из главных задач Геолкома было осуществление систематической геологической съемки, во время которой происходил массовый сбор фоссилий в породах разного возраста. В задачи Шмальгаузена входили определение фитофоссилий и возраста отложений, в которых они были собраны, а также корреляция их с отложениями, последовательность которых была довольно детально изучена к тому времени в Западной Европе. В течение короткого времени вышло несколько работ Шмальгаузена, посвященных палеозойским и раннемезозойским флорам России (о третичных и меловых флорах см.: Жилин, 1995). Эти работы стали в сущности фундаментом для будущих исследований отечественных палеоботаников и геологов в основных угленосных бассейнах страны — Кузнецком, Печорском и Тунгусском. А. Н. Криштофович отмечал (1956 : 32): «... работы Шмальгаузена настолько выдаются по своему уровню и значению для 70—90-х годов XIX столетия, что на их фоне исследования других ученых носят совершенно случайный характер».

Среди наиболее важных работ этого времени я назову следующие.[1]

Die Pflanzenreste aus der Ursa-Stufe im Flussgeschiebe des Ogur in Ost-Sibirien // Melanges Phys. Chim., Bull. Imp. Acad. Sci. 1877. Vol. 9. P. 625—645.

Ein fernerer Beitrag zur Kenntniss der Ursastufe Ost-Sibirien // Melanges Phys. Chim., Bull. Imp. Acad. Sci. 1878. Vol. 10. P. 733—756.

Beiträge zur Jura-Flora Russlands // Mém. Imp. Acad. Sci. Sér. 7. 1879. Vol. 27. N 4. P. 1—96.

Die Pflanzenreste der Steinkohlenformation am östlischen Abhange des Ural-Gebirges // Mém. Imp. Acad. Sci. Sér. 7. 1883. Vol. 31. P. 1—20.

Pflanzenpalaeontologische Beiträge. a) Nachträge zur Jura-Flora des Kohlenbassins von Kuznezk an Altai; b) Pflanzenreste aus der nordwestlichen Mongoli // Melanges Biol., Bull. Imp. Acad. Sci. 1883. Vol. 11. N 5. P. 545—563.

Die Pflanzenreste des Artinskischen and Permischen Ablagerungen im osten und europäischen Russlands // Mém. Comité Géol. 1887. Vol. 2. N 4. P. 1—42.

Несмотря на то что некоторые заключения Шмальгаузена о геологическом возрасте пород с фитофоссилиями были с годами пересмотрены, он первым распознал гетерогенность комплексов растительных остатков, собранных геологами в угленосных отложениях Печорского края и Сибири. Из палеозойских и мезозойских отложений он описал следующие роды: *Dimeripteris* (1894, девон), *Cyclopitys* (1879, пермь), *Rhipidopsis* (1879, пермь), *Rhiptozamites* (1879, пермь), *Zamiopteris* (1879, пермь), *Sciadopityoxylon* (1879, юра). Почти все эти роды признаются до сих пор, причем некоторые из них, например *Dimeripteris*, *Rhipidopsis*, *Sciadopityoxylon*, оказались широко распространенными в палеофлорах соответствующего возраста на территории Евразии. Род *Rhipidopsis*, представленный глубокорассеченными листьями, сходными с листьями современного *Ginkgo biloba* L., Шмальгаузен (1879) включил в особое семейство *Salisburieae*.

В 1879 г. Иоанн Шмальгаузен был приглашен в качестве экстраординарного профессора на кафедру морфологии и систематики растений в Императорский киевский университет им. Св. Владимира, где он также возглавил Ботанический сад. Начался новый этап в его научной карьере, связанный в основном с изучением флоры Юго-Запада России. В 1886 г. он был избран на должность ординарного профессора. В течение 8 лет Шмальгаузен читал студентам курс лекций по ботанике, морфологии и систематике, иллюстрируя их блестящими оригинальными рисунками. В 1887 г. вышел в свет его «Краткий учебник ботаники» (для студентов медицины и начинающих натуралистов).

В конце 80-х годов состояние здоровья И. Ф. Шмальгаузена ухудшилось, он вынужден был выехать на лечение в Швейцарию. По возвращении в Киев он принял предложение поработать в Донецком угольном бассейне как палеоботаник, хотя естественно продолжал гербаризировать растения современной флоры. К последнему этапу деятельности Шмальгаузена (1894, 1895 гг.) относится одна из его выдающихся работ (опубликованная на русском и немецком языках) о позднедевонской флоре Донецкого Кряжа. В ней он впервые обратил внимание на своеобразие археоптерисовых и предложил рассматривать их в качестве самостоятельной группы, которую назвал *Archaeopteridae*. Это была его последняя прижизненная публикация (Schmalhausen, 1894), сыгравшая важную роль в развитии представлений о девонском этапе становления наземной флоры (см.: Снигиревская, 1995).

---

[1] К сожалению, косметический ремонт в здании Гербария, а также в библиотеке Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН не позволил подготовить полный список работ И. Ф. Шмальгаузена для публикации в настоящем номере журнала. Надеюсь, что это удастся сделать в одном из последующих номеров.

Несмотря на короткую (он прожил всего 45 лет) жизнь, Иоганн (или Иван Федорович) Шмальгаузен приобрел всемирную известность уже в первые годы своей деятельности. Его работы являются образцом глубокого понимания проблем, широты научных интересов; они прекрасно иллюстрированы его собственными рисунками.

В знак признания заслуг И. Ф. Шмальгаузена в области ботаники он был избран членом-корреспондентом Академии наук по биологии в 1893 г. за год до кончины.

Умер Иван Федорович Шмальгаузен в ночь с 6 на 7 апреля (по старому стилю) 1894 г. в Киеве. По воспоминаниям современников, он ушел из жизни в расцвете творческих сил с мечтой о будущих исследованиях. Он предполагал, в частности, издать многотомную флору России.

И современники, и последующие поколения ботаников и палеоботаников высоко ценили и ценят заслуги Ивана Федоровича Шмальгаузена — выдающегося ученого, труды которого составили важный этап в истории науки.

100-летию со дня смерти И. Ф. Шмальгаузена были посвящены мемориальные чтения в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (в рамках Ботанического общества) в С.-Петербурге и в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного АН Украины в Киеве.

При составлении текста статьи автором были использованы следующие публикации.

Армашевский П. О заслугах И. Ф. Шмальгаузена в области палеофитологии // Зап. Киевск. о-ва естествоисп. 1896. Т. 15. Вып. 1. С. XXII—XXX.

Баранецкий О. В. О значении работ И. Ф. Шмальгаузена по ботанике // Там же. С. XV—XXI.

Бордзиловский И. К. И. Ф. Шмальгаузен. 7 апреля 1894 г. Биографический очерк // Там же. С. VIII—XXI.

Григорьев Н. О педагогической деятельности И. Ф. Шмальгаузена // Там же. С. XXX—XXXV.

Нейбург М. Ф. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна // Палеонтология СССР. Ч. 3. 1948. Т. 12. Вып. 2. С. 5—321.

Шмальгаузен О. И. Иван Иванович Шмальгаузен (1884—1963). М., 1988. 255 с.

Andrews H. N. Index of generic names of fossil plants, 1820—1950 // Geol. Surv. Bull. 1955. N 1013. P. 1—262.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гайсинович А. Е. Грегор Мендель и его предшественники // Избранные работы о растительных гибридах. М.—Л., 1935. С. 127—129.

Гайсинович А. Е. Первое изложение работы Г. Менделя в России. И. Ф. Шмальгаузен, 1874 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Вып. 4. С. 22—24.

Жилин С. Г. Вклад И. Ф. Шмальгаузена в меловую и третичную палеоботанику // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 1. С. 76—85.

Криштофович А. Н. История палеоботаники в СССР. М., 1956. 110 с.

Снигиревская Н. С. Археоптерисовые и их значение в эволюции растительного покрова суши // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 1. С. 70—76.

Цвелев Н. Н. Вклад И. Ф. Шмальгаузена во флористику и систематику высших растений // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 1. С. 86—91.

Шмальгаузен И. Краткий учебник ботаники для студентов медицины и начинающих натуралистов. Kieв, 1887. 314 с.

Шмальгаузен И. О девонских растениях Донецкого бассейна // Зап. Киевск. о-ва естествоисп. 1895. Т. 14. Вып. 1. С. XII—XIII.

Schmalhausen J. Beiträge zur Jura-Flora Russlands // Mém. Imp. Acad. Sci. Sér. 7. 1879. Vol. 27. N 4. P. 1—96.

Schmalhausen J. Ueber Devonische Pflanzen aus dem Donets-Becken // Mém. Comité Géol. 1894. Vol. 8. N 3. P. 1—36.

Н. С. Снигиревская

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 VIII 1994

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 061.3 : 561 (98)

ПАЛЕОБОТАНИКА НА XV МЕЖДУНАРОДНОМ БОТАНИЧЕСКОМ КОНГРЕССЕ (Иокогама, 28 августа—3 сентября 1993 г.)[1]

N. S. SNIGIREVSKAYA. PALAEOBOTANY AT THE XV INTERNATIONAL BOTANICAL CONGRESS (IOKOHAMA, AUGUST 28—SEPTEMBER 3, 1993)

Вопросы палеоботаники рассматривались в 3 секциях XV Международного батанического конгресса. Большая часть докладов была представлена в секции № 1 «Систематика и эволюция», где было проведено 5 симпозиумов по следующим разделам: «папоротниковидные», «семенные растения», «эволюция и филогения», «фитогеография», «флористика и палинология». Вопросы, связанные с четвертичной флорой и растительностью Арктики и с проблемой третичных арктических лесов «периода глобального потепления», обсуждались в секции № 2 «Экологическая ботаника», ископаемые древесины — в секции № 3 «Структура и динамика».

Организаторами палеоботанических симпозиумов, на которых было прочитано около 40 докладов, были ученые из Японии, а также из США, Англии и Швеции. Стендовых докладов было более 20.

Основное внимание было уделено проблемам структурных преобразований растительного покрова в ходе геологического времени, состава и смены палеофлор, реконструкции условий обитания древних растений в связи с динамикой биологического разнообразия, научная интерпретация которой немыслима без изучения длительной истории взаимосвязей растительного и животного мира. Большое место в программе занимала ревизия существующих концепций о путях эволюции отдельных групп растений, органов и тканей, таких как репродуктивная сфера, проводящая система и др. В целом в программе нашли свое отражение основные современные тенденции в развитии палеоботаники. Поскольку конгресс проводился в Иокогаме, наибольшее число палеоботаников было из США и Японии — страны-организатора, что сказалось на проблематике симпозиумов.

Всего состоялось 6 палеоботанических симпозиумов.

«Основные события в эволюции наземных растений по данным палинологии»

Организаторы **P. R. Crane, P. G. Gensel** (США)

Прочитано 5 докладов, посвященных морфологической эволюции папоротниковидных, хвойных и покрытосеменных растений. Модусы эволюции

[1] Участие в XV Международном ботаническом конгрессе ученых из России финансировалось Фондом Дж. Сороса (Travel Grant Program, International Science Foundation).

этих групп рассмотрены с учетом новых находок. В последние годы проблема возникновения и ранней дифференциации высших наземных растений приобрела новое звучание и обсуждалась на XV МБК в контексте принципиально новых представлений об эволюции их спорофита. Эти представления были изоложены в докладе **P. G. Gensel, D. K. Strother** и **A. H. Knoll** (США) «Вклад палинологии в познание ранней эволюции наземных растений». Как известно, одна из проблем, над которой многие годы бьются палеоботаники, — установление природы и родственных связей разнообразных ископаемых спор, в том числе в тетрадах, покрытых оболочкой из спорополленина, найденных в породах ордовика. Трудность их интерпретации осложняется тем, что в породах этого возраста фактически отсутствуют достоверные макроскопические остатки высших растений.

В частности, при повторном микроскопическом исследовании остатков, описанных М. А. Сенкевич (1963), а затем Н. С. Снигиревской с соавт. (1992) из ордовика Казахстана, обнаружено, что они принадлежат проблематичным колониальным организмам животного происхождения (Снигиревская, 1993; Snigirevskaya, 1993).

Авторы доклада сделали предположение, что тетрады спор могут быть остатками зиготы высших растений, с мейоспорами, покрытыми оболочкой из спорополленина. Отсутствие макроскопических остатков вместе со спорами, по их мнению, может объясняться тем, что первые высшие наземные растения не имели многоклеточного спорофита. Это предположение, безусловно, представляет интерес. Авторы надеются на то, что ультраструктурные исследования криптоспор, спор in situ у риниофитоидных растений, а также сочетание палеонтологических и неонтологических исследований позволят глубже понять раннюю эволюцию наземной флоры.

Ранней эволюции голосеменных растений был посвящен доклад **B. Meyer-Berthaud** (Франция) и **N. P. Rowe** (Англия) «Значение ископаемой пыльцы и пыльцевых органов для интерпретации ранней эволюции семенных растений». При выявлении путей эволюции мужских генеративных органов, в том числе типов пыльцы гоолсеменных, авторы придерживаются концепции прямой филогенетической связи *Gymnospermae* и *Progymnospermopsida* (в понимании C. Beck).

Между тем *Progymnospermopsida* — крайне гетерогенная группа, в которой оказались 2 таких неродственных порядка, как *Aneurophytales* и *Archaeopteridales*. Трудно предположить, что семенные растения были непосредственными потомками праголосеменных. Сходство их внешней организации (и те и другие являются древесными растениями) следует, по-видимому, рассматривать как результат конвергенции в эволюции осевых структур, тем более что семена голосеменных и остатки праголосеменных встречаются в одновозрастных отложениях. Достоверно известно, что ни аневрофитовые, ни тем более гетероспороые археоптерисовые не были семенными растениями. Скорее всего первые семенные растения были травянистыми (Снигиревская, 1986), габитуально сходными, например, с *Dimeripteris* (Schmalhausen, 1894).

Проблема эволюции хвойных освещена в докладах **K. R. Pedersen** (Дания) и **E. M. Friis** (Швеция) «Разнообразие пыльцы в раннем и позднем мезозое», а также **M. N. Kurmann** (Англия) «Эволюция хвойных по палинологическим данным». Исследуя пыльцу современных и ископаемых хвойных, Kurmann пришел к выводу, что морфология пыльцы и особенности ультраструктуры оболочки вполне вмещаются в достаточно узкие рамки вариаций, известных у других растений. Он связывает это с ограниченным набором эволюционных парадигм, успешное осуществление которых возможно при свойственных хвойным голосемянности и ветроопылении. В уже упомянутом докладе Pedersen и Friis, а также в докладах **J. A. Doyle** (США) «Ранняя эволюция покрытосеменных растений по данным изучения пыльцы», а также **P. R. Crane, S. H. Lidgard** и **P. S. Herendeen** (США) «Палинологические модели и разнообразие меловых покрытосеменных» рассмотрены палинологические данные с точки зрения представлений о ранней эволюции покрытосеменных. В последнем

докладе высказано мнение, что основные линии их эволюции уходят в более ранние подразделения меловой системы, о чем свидетельствуют новые данные о мегафоссилиях. Данные палинологических исследований также подтверждают большее разнообразие покрытосеменных в мелу, чем это представлялось ранее.

«Третичные арктические леса периода глобального потепления как аналоги современных экосистем»

Организаторы R. W. Wein (Англия), T. Sweda (Япония)

Прочитано 7 докладов. Основное внимание было сосредоточено на результатах исследования третичных лесов арктических районов Канады. Как отмечали J. F. Basinger (Канада) в докладе «Третичные леса Канадской Арктики: жизнь в полярных условиях без оледенения» и R. W. Wein (Канада) в докладе «Значение третичных лесов Канадской Арктики — аналога экосистем периода глобального потепления», одним из наиболее сложных является вопрос о физиологической адаптации термофильных лесов с тропическими элементами к условиям высоких широт при длинной полярной ночи, но при высоких температурах. В связи с этим D. Dilcher (США) в докладе «Современные аналоги экосистем термофильных лесов острова Аксель Хайберг в Канадской Арктике» акцентировали внимание на флуктуациях в изменениях климата и соответственно флоры, полагая, что необходимо пересмотреть прежние представления об экологической толерантности некоторых родов, находящихся в третичных лесах Арктики за пределами экологической амплитуды, характерной для них в настоящее время и свойственной тропическим условиям. Wein призывает к всестороннему изучению третичных термофильных лесов Канадской Арктики, пока это наследие природы мирового значения не утрачено. По мнению ряда выступивших (Wein в уже упомянутом докладе и T. Sweda в докладе «Реконструкция третичного леса острова Аксель Хайберг и его сравнение с современными аналогами»), эти леса могут служить основой для прогностических построений, связанных с будущим развитием лесных экосистем в условиях повышенного содержания CO_2 в атмосфере под влиянием антропогенных воздействий. На основании детальных исследований, представленных в докладе S. Kojima (Япония) «Геологическая обстановка и условия осадконакопления времени существования третичных лесов островов Аксель Хайберг и Элсмир, Арктическая Канада», были показаны условия обитания и захоронения древесных растений, слагающих термофильные леса. Как отмечали K. Hoyashi и M. Shibuja (Япония) в докладе «Определение и некоторые особенности третичных древесин острова Аксель Хайберг, Канадский арктический архипелаг», по ископаемым древесинам в составе лесов обнаружены *Metasequoia, Keteleeria, Abies, Larix, Pinus, Picea* и др. В рамках симпозиума, посвященного термофильным арктическим лесам, сделал доклад Л. Ю. Буданцев (Россия) «Вулканическая активность и изменение во флорах Западной Камчатки в течение позднего эоцена». На основании обширного материала была показана смена термофильной флоры Камчатки на умеренную в течение эоцена — важного этапа в истории третичной флоры Восточной Азии.

Позволю себе прокомментировать проблематику симпозиума и подход к проблеме «термофильных арктических лесов» с точки зрения более дальней ретроспективы. Как известно, существование третичных термофильных лесов в арктических широтах как Старого, так и Нового Света рассматривают в рамках концепции «глобального потепления», которое традиционно связывают с первой половиной эоцена (Wing, Wolfe, 1993). Однако на основании исследования арктической флоры Сибири в течение раннего мезозоя я склонна думать, что формации третичных термофильных лесов скорее являются завершающим этапом в истории существования термофильной флоры Арктики, начало которой относится к раннему триасу. Третичное «глобальное потепление» было, по-видимому, «заключительным аккордом» («final chord») в своего рода гигантском природном эксперименте, связанном с имитацией некоторых черт тропического климата (в первую очередь высоких температур) в высоких широтах благодаря интенсивной геодинамической активности

территории Арктики. Начало этого грандиозного «эксперимента» было связано с распадом древнейшей суши Пангеи и раскрыванием Атлантического и Тихого океанов на рубеже перми и триаса, когда обширная область, включающая в себя арктические районы Евразии и Северной Америки, стала ареной небывалого по масштабам траппового магматизма (Савостин и др., 1984). Органический мир арктических районов Сибири в раннем триасе находился в условиях сильного температурного прессинга и сопутствующего ему влияния высокого содержания углекислоты в воздухе в связи с грандиозными выбросами магмы, которыми сопровождалось закрытие так называемого Обского палеоокеана (Aplonov, 1988). Обский палеоокеан входил в зону «hot band», он располагался между Обью и Енисеем (Аплонов, 1986; Aplonov, 1988) и доходил почти до Северного Казахстана. Свидетельством существования этого обширного водоема океанического типа являются, в частности, существующие и поныне «повышенные значения теплового потока и силы тяжести; земная кора здесь намного тоньше, чем на окружающей территории» (Гипотетический палеоокеан..., 1986 : 117). Этим, по-видимому, можно также объяснить и многие загадки в современной флоре Сибири. Что же касается раннетриасовой флоры на севере Сибири, то в ней доминировали термофильные элементы, в частности папоротники, цикадофиты и плауновидные с маноксилическими стволами, изоэтопсиды, идентичные известным из раннего триаса Австралии (Снигиревская, 1989), хвойные, идентичные представителям этой группы в тропических флорах Европы и Китая (Могучева, 1984: Dobruskina, 1984). Несмотря на полярные ночи, термофильная флора в высоких широтах процветала уже в раннем триасе благодаря достаточному количеству тепла в течение круглого года, благоприятным эдафическим условиям (как известно, вулканические почвы очень плодородны), влиянию теплых течений через открывающийся на запад Обский палеоокеан (согласно палеогеографическим реконструкциям, северная граница Сибирского континента в раннем триасе была расположена субмеридионально; Smith et al., 1981), а также благоприятным условиям влажности. По-видимому, сходные условия наблюдались и в арктических районах Канады в юрское время, о чем свидетельствуют данные геологии.

Четкие кольца прироста в древесинах большинства раннетриасовых хвойных в Тунгусском бассейне и на Таймыре подтверждают ясно выраженную сезонность климата, свойственную умеренному климатическому поясу Земли, в условиях которого (как в настоящее время) в раннем мезозое находились арктические районы Евразии. В результате продолжающегося влияния на развитие флор юры, мела и раннего палеогена высокой геодинамической активности раннего триаса, следы которой, как уже упоминалось выше, фиксируются до сих пор (Аплонов, 1986; Гипотетический палеоокеан..., 1986; Aplonov, 1988), логично представить, что в составе термофильных лесов существовала преемственность, например хвойных в юре, мелу и третичном периоде на территории Арктики как в Старом, так и Новом Свете. Появившиеся в раннем мелу покрытосеменные (если иметь в виду их происхождение в низких широтах), очевидно, могли использовать уже проторенные пути для миграции в термфильные леса высоких широт, особенно в периоды наложения на остаточные проявления раннетриасовой активности высоких значений геодинамики вулканического горного Охотско-Чукотского пояса (Вахрамеев, 1989), сформированного в альбе—сеномане на восточных окраинах азиатского континента. Загадку термофильных третичных лесов Арктики можно объяснить, если тщательно проследить, начиная с триаса, за флуктуациями в геодинамической активности и сопряженными с нею изменениями во флорах.

«Эволюция папоротниковидных и голосеменных. По данным палеоботаники»

Организаторы G. W. Rothwell (США), H. Nishida (Япония)

Бóльшая часть докладов посвящена проблемам систематики, морфологии и филогении разных групп палеозойских и мезозойских растений. В частности, **Rothwell** в докладе «Филогенетические связи внутри папоротников и голосеменных» высказал предположение о монофилетическом происхождении таксона, включающего в себя порядки *Marsileales* и *Salviniales*. **J. Galtier** (Франция) в докладе «*Zygopteridales* и их родственные связи с современными папоротниками» предположил, что группа зигоптеридопсид с листовыми черешками типа *Clepsydropsis—Ankyropteris* была предковой для сем. *Tedeleaceae*, известного из карбона и перми. Следует упомянуть тот факт, что на основании детального анализа путей морфологической эволюции зигоптеридопсид автор поместил род *Asterochlaenopsis*, описанный из Казахстана вне связи с коренными отложениями и условно отнесенный к перми (Sahni, 1930), в основание филогенетического древа группы, условно датируя его ранним карбоном. Недавние исследования, проведенные мной совместно с Л. А. Гогановой и А. А. Кузнецовой, показали, что этот род действительно происходит из отложений нижнего карбона. Доклад **W. D. Tidwell** и **S. R. Ash** (США) «Обзор некоторых

семейств папоротников из раннего мезозоя» представляет особый интерес в связи с историей раннетриасовых и юрских термофильных папоротников Сибири, в частности со временем появления мезозойских семейств *Osmundaceae* и *Matoniaceae*.

Оба семейства хорошо известны в триасовых и юрских флорах Сибири. При этом близкие формы матониевых с полициклической соленостелой описаны в юре Сибири (род *Matoniopteris*; Снигиревская, 1977) и в мезозойских, предположительно меловых (?) отложениях Тасмании (род *Heweria*; Tidwell, Skog, 1992).

N. P. Rowe (Англия) в докладе «Происхождение вегетативных структур голосеменных» рассматривал эволюцию экологической обстановки в связи с развитием в позднем девоне—раннем карбоне древесных голосеменных и возникновением «canopy ecology». Заслуживает внимания доклад **K. B. Pigg** и **M. L. Trivett** (США) «Эволюция глоссоптеридовых голосеменных из перми Гондваны», где приводятся новые данные по морфологии, систематике и филогении этой важной в эволюционном отношении группы голосеменных.

«Ранняя эволюция цветка: палеоботанический аспект»

Организаторы **E. M. Friis** (Швеция), **H. Nishida** (Япония)

Симпозиум важен с точки зрения знакомства с новыми фактическими данными и новой концепцией происхождения и эволюции цветка покрытосеменных растений. Материалы симпозиума особенно интересны для ботаников, занимающихся эволюцией репродуктивных органов семенных растений, в частности возникновением покрытосемянности. С годами взгляды на эволюцию цветка меняются в связи с многочисленными новыми находками ископаемых цветков, строение которых не укладывается в рамки привычных представлений об их примитивной организации. В докладе «Филогенетический анализ и происхождение цветков покрытосеменных» **J. A. Doyle** (США), признавая монофилию покрытосеменных и сближая их с *Gnetales*, отмечает, что, согласно данным молекулярной биологии, предполагается травянистый облик исходного типа покрытосеменного растения, а согласно данным морфологии, — древесный облик растения типа магнолиид. Он допускает независимое эволюционирование флоральных структур до стадии плододистика в разных родственных группах покрытосеменных, имеющих общего предка. **H. Nishida**, напротив, в докладе «Позднемеловые фруктификации покрытосеменных с острова Хоккайдо, Япония» на основании новых находок окаменелых цветков неясного родства, с латерально сросшимися кондупликатными плодолистиками и анатропными семязачатками, склонен предполагать, что покрытосеменные в своем происхождении полифилетичны. **P. R. Crane**, **E. M. Friis** и **K. R. Pedersen** (США) в докладе «Палеоботаническое доказательство разнообразия древних магнолиид» приводят краткий обзор важнейших находок покрытосеменных, подтверждающих значительное разнообразие группы к моменту их наиболее ранней регистрации (средний мел) в ископаемом состоянии. Так, авторы обсуждают находки цветка *Archaeanthus* (*Magnoliidae*) с небольшим апокарпным гинецеем и спирально расположенными плодолистиками, цветка *Mauldinia* (*Lauraceae*), пыльцевых тетрад *Walkeripollis* (*Winteraceae*). По мнению авторов, дисперсная пыльца *Clavatipollenites* и плоды *Couperites*, встречающиеся в одних и тех же захоронениях, принадлежат *Chloranthaceae*. Те же авторы (Friis, Pedersen и Crane) в докладе «Флоральные структуры из раннего мела Португалии» в разрезе меловых отложений (от нижнего валанжина до нижнего маастрихта) изучили серию хорошо сохранившихся репродуктивных структур, в частности однополых и обоеполых цветков с ясно выраженной эпигинией, главным образом из подклассов *Magnoliidae* и *Hamamelidae*. Серия докладов посвящена резуль-

татам кладистического анализа покрытосеменных. По мнению **K. C. Nixon** и **W. L. Crepet** (США) («Филогения крупных ветвей эволюции покрытосеменных»), без применения кладистического анализа невозможно понять происхождение и эволюцию покрытосеменных. Однако они призвали к осторожности в интерпретации кладограмм, к чистоте научного языка и ясности терминологии. Те же авторы (Crepet и Nixon) («Меловые — сеноман—туронские — цветки *Magnoliidae, Hamamelidae, Rosidae* и *Dilleniidae*») выявили огромное разнообразие ископаемых цветков из Нью-Джерси, США. Они привели данные кладистической обработки материала, а также высказали свои соображения о филогении, палеоэкологии и биогеографии. Особенно разнообразными в комплексах оказались *Magnoliidae* (в первую очередь *Magnoliales*), а также *Rosidae* и *Dilleniidae* (sensu Cronquist). В докладе **A. N. Drinnan** (Австралия), **P. R. Crane** и **S. Hoot** (США) «Разнообразие древних двудольных (non *Magnoliidae*) с точки зрения данных палеоботаники и на основании стадий развития цветка» показано значение кладистического анализа в распознавании филогенетических связей крупных таксонов двудольных по пыльце и данным молекулярной биологии. Самые ранние находки пыльцы относятся к среднему баррему. Филогенетический анализ показал, что современные *Ranunculidae*, особенно *Papaverales* и *Lardizabalaceae*, а также «низшие» *Hamamelidae* находятся в основании системы среди *Eudicotyledonae*. Несколько групп этих «низших» хамамелид, например *Trochodendrales, Platanaceae, Buxaceae* и, возможно, *Myrothemaceae*, распознаются с начала позднего альба. Ранние находки цветков *Ranunculidae* редки. В целом авторы считают, что древнейшие покрытосеменные характеризовались значительной пластичностью в строении цветка.

«Морфология и таксономические связи мезозойских голосеменных»

Организаторы **R. A. Stockey** (США), **J. Horiuchi** (Япония)

Все доклады посвящены частным вопросам систематики и филогении преимущественно хвойных и семенных папоротников, а также *Cycadeoideales*. Новые находки в среднем триасе Антарктиды окаменелых остатков користоспермовых семенных папоротников, в том числе древесин, купул с семенами и мужских генеративных органов типа *Pteruchus* (с пыльцой типа *Alisporites*) в комплексе с листьями *Dicroidium*, позволили **E. L. Taylor** и **T. N. Taylor** (США) («Роль користоспермовых в понимании эволюции семенных растений») реконструировать папоротник как крупное лесное растение с опадающей листвой, которое играло большую роль в сложении триасовой флоры Южного полушария. Детальное изучение анатомии *Cycadeoidea* из отложений верхнего мела Хоккайдо позволило **H. Nishida** («Морфология и происхождение *Cycadeoideales*») предположить существование родственных связей *Cycadeoideales* с палеозойскими семенными папоротниками порядка *Medullosales*. Женские репродуктивные органы *Cycadeoidea* автор рассматривает как цветки, которые, по его мнению, являются модифицированными вегетативными ветвями и очень сходны с ними анатомически. Применение кладистического анализа (**C. N. Miller** (США) «Филогенетические связи внутри *Pinaceae*») при изучении женских шишек сосновых показало близкое родство между *Pinus* и *Picea*, между *Larix* и *Pseudolarix*, между *Cathaya* и *Keteleeria*, между *Abies*, *Cedrus* и *Pseudolarix*. Автор отметил близкое родство 3 последних родов с родом *Pseudoaraucaria*, который, по его мнению, мог быть для них предковым. Большая часть видов *Pityostrobus* оказалась близкой к *Pinus*, а *Pityostrobus corneti* имеет наибольшее родство с *Cathaya* и *Keteleeria*. *Taxodiaceae* и *Cupressaceae* были объектами 2 докладов (**T. Ohsawa** (Япония) «Морфология

и родственные связи меловых *Cupressaceae* и *Taxodiaceae*» и **K. Saiki** (Япония) «Филогенетические связи *Taxodiaceae* на основании изучения женских шишек»). Как отмечал Ohsawa, оба семейства очень близки и, по-видимому, их дивергенция от общего предка имела место в мелу. **R. A. Stockey** (США) в докладе «Мезозойские *Araucariaceae*: морфология и таксономические связи» показала, что род *Araucaria* был широко распространен начиная с юры в обоих полушариях, а *Agathis* — только в Южном полушарии начиная с мела. **J. M. Osborn** (США) в докладе «Морфология и ультраструктура пыльцы мезозойских голосеменных» сделал обзор изученности пыльцы основных крупных таксонов, в том числе *Corystospermales, Caytoniales, Cycadales, Bennettitales, Pentoxylales, Gnetales, Voltziales, Coniferales.*

«Связь эволюции покрытосеменных с изменениями внешней среды»

Организаторы **J. A. Wolfe** (США), **K. Uemura** (Япония)

В докладе «Глобальная обстановка времени возникновения покрытосеменных» **C. R. Upchurch** и **J. A. Doyle** (США) отмечали, что голосеменные и папоротники, занимавшие доминирующее положение во флоре раннего мела, наибольшего видового разнообразия достигали в средних широтах, а вновь появившиеся наиболее древние покрытосеменные — близ экватора. Показано значение влажного экваториального пояса, возникшего уже в карбоне, в происхождении покрытосеменных. Авторы отмечали, что, по данным геологии и моделирования климата, пространственное ограничение климата дождевого леса тропического пояса существовало уже в дотретичное время. Они проанализировали роль *Magnoliidae* и *Hamamelidae* в сукцессиях. **R. A. Spicer** и **K. S. Davies** (Англия) в докладе «События на границе мела и третичного периода: короткий стремительный рывок к эволюции покрытосеменных» на основании данных седиментологии, палеонтологии и изотопного анализа в сочетании с моделированием климата показали, что в позднем мелу в низких широтах наблюдалась перемежающаяся аридность, а наибольшая продуктивность растительного покрова имела место в холодных и влажных условиях высоких широт. Позднемеловое глобальное похолодание совпало, по их мнению, с временем широкой радиации покрытосеменных, которые редко доминировали по биомассе или экологически. Резкие изменения климата на рубеже мела и третичного периода, по их мнению, практически не повлияли на эволюцию покрытосеменных. **S. L. Wing** и **J. A. Wolfe** (США) («Разнообразие покрытосеменных и термальный максимум эоцена») отметили бедность и гомогенность палеоценовых флор на территории всей Голарктической области. Наблюдаемое в конце палеоцена—начале эоцена потепление вызвало экспансию мега- и мезотермальной растительности в высокие широты. По их мнению, увеличение локальной гетерогенности и углубление региональной дифференциации растительного покрова были связаны с сезонными дождями, местной орографией и высокими значениями температур. Видовое разнообразие микротермальной растительности в течение раннеэоценового термального максимума уменьшилось, а затем во время похолодания вновь увеличилось, особенно на возввышенных участках суши. **J. A. Myers** (США), исследуя позднеэоценовую флору Калифорнии («Ранне-Cederville флора на северо-востоке Калифорнии в конце эоцена — возможный предок смешанного мезофильного леса»), реконструирует климат, в том числе средние температуры, экологию и орографию района распространения микротермальной лесной высокогорной формации позднего эоцена. **M. E. Collinson** (Англия) в докладе «Эволюция травянистых покрытосеменных» рассмотрела условия фоссилизации и палеоэкологическую обстановку, связанную с первым появлением и рас-

пространением травянистых покрытосеменных растений в конце позднего мела. **W. G. Chaloner** (Англия) в докладе «Эволюционный ответ листьев фоссилизированных покрытосеменных на изменение уровня содержания CO_2 в атмосфере» сообщил о том, что плотность расположения устьиц в эпидерме листьев древесных двудольных (по гербарию) снижается по мере увеличения содержания углекислоты в воздухе (за 200 лет) под влиянием антропогенного загрязнения атмосферы. Однако автор затрудняется ответить на вопрос, является ли это фенотипической реакцией растения, приспособленного к нынешнему содержанию CO_2 в воздухе, или неким общим физиологическим порогом, свойственным растениям.

E. A Wheeler (США) в докладе «Тестирование концепции Бейли: данные о фоссилиях» рассмотрела с точки зрения геологического времени идеи Бейли о примитивных признаках в строении древесин. В целом данные по анатомии древесин из меловых отложений соответствуют идеям Бейли, так как распространение лестничных перфораций, супротивно-лестничной межсосудистой поровости и длинных члеников сосудов в мелу было шире, чем в третичном периоде. Однако, как показала автор, намеченные Бейли магистральные тенденции в специализации трахеальных элементов проявились уже в конце мела. Древесины с простыми перфорациями и очередной поровостью известны среди наиболее древних двудольных. Необходима дальнейшая ревизия модели Бейли для однодольных. Следует проанализировать также отдельные группы на фоне геологической шкалы, в частности, в связи с изменениями климата в третичное время.

Среди стендовых докладов хочу особо отметить доклады **S. Chitaley** (США) «Древесный габитус и гетероспория птеридофитов в позднем девоне на севере Центральных штатов США», **J. F. Rigby** (Австралия) «Распространение флоры *Glossopteris* в Гондване и ее значение для палеогеографии», а также **O. Ricalde-Moreno** и **S. R. S. Cevallos-Ferriz** (Мексика) «Окаменелые вегетативные остатки пальм из северной части Мексики».

В рамках конгресса состоялась Сессия Международной рабочей группы «International Task Force on Mesozoic Coniferous Woods». **D. A. Medlyn** (США) как организатор группы рассказал об основных целях и задачах группы в изучении древесин мезозойских хвойных. Он обратил внимание участников сессии на так называемые «транзитные» хвойные, которые наряду с чертами, свойственными современным хвойным, сохранили особенности строения древних представителей этой группы. По замыслу организаторов, результатом содружества ученых может быть монография мезозойских хвойных мира, в которой будут рассмотрены вопросы из структурной организации и филогении и которая могла бы стать важным справочным пособием для палеоботаников. В докладе **M. Nishida** «Так называемые транзитные хвойные из мезозоя Японии и сопредельных стран» были особо отмечены меловые хвойные, включающие в себя следующие роды со смешанной структурой древесины: *Protocedroxylon, Brachyoxylon, Paracupressinoxylon, Oguraxylon, Prototaxoxylon.* **T. Saiki**, **T. Ohana** и **T. Kimura** (Япония) («Гомологична ли брактея *Sciadopitys* брактее *Taxodiaceae*?») рассмотрели комплекс семенной и кроющей чешуй хвойных в связи с проблемой их происхождения у *Pinaceae* и *Taxodiaceae.* Они поддержали гипотезу Lemoine—Sebastian о том, что эти брактеи гомологичны лишь отчасти. **Д. В. Громыко** (Россия) («Некоторые верхнеюрские и меловые древесины хвойных из России») сделал доклад о новых типах структуры древесины неизвестного родства, с рядом своеобразных черт в строении лучей. Он показал сходство некоторых юрских древесин с древесинами меловых хвойных, известных из высоких широт Евразии. **Н. С. Снигиревская** (Россия) («Некоторые нижнетриасовые древесины

в Тунгусском бассейне») рассказала о смешанном типе поровости в древесинах нескольких родов хвойных, родство которых является предметом дискуссии, а также коснулась вопросов палеоэкологии и палеогеографии в связи с миграцией термофильных хвойных в северные широты в начале раннего триаса. **С. Г. Жилин** (Россия) в докладе, написанном совместно с **С. В. Викулиным, И. А. Корчагиной** и **С. И. Фруминой**, «Филогенетическое и систематическое значение анатомически сохранившихся семян *Taxodiaceae* из меловых и палеогеновых флор бывшего Советского Союза» сообщил о результатах предварительной обработки богатейшей коллекции плодов и семян меловых растений из сеноман—туронских отложений Республики Казахстан. Кроме семян *Taxodiaceae* (*Alapaja, Taxodiastrum*, возможно, *Quasisequoia*), обнаружены остатки *Pinaceae* и *Cupressaceae*, а также цветковых растений, в том числе таких вымерших родов, как *Laramisemen* (*Saxifragales*) и *Liriodendroidea*.

Состоялось заседание Международной организации палеоботаников (IOP — International Organization of Palaeobotany), на котором было переизбрано руководство организации, за исключением **M. C. Boulter** (Англия). Президентом организации избран **T. N. Taylor** (США). **А. Б. Герман** (Россия, Москва) избран одним из вице-президентов. Региональным представителем организации в России, по приглашению **M. Boulter**, стал **Д. В. Громыко** (Россия, Санкт-Петербург).

Подводя итоги работы XV Международного ботанического конгресса с точки зрения интересов палеоботаники, хотела бы высказать пожелание учредить специальную секцию палеоботаники в рамках международных ботанических конгрессов. Задачи, методы, подходы и сам материал палеоботаников так специфичны, что выделение особой секции могло бы способствовать еще большей консолидации ученых во время непродолжительных форумов и максимальной продуктивности заседаний. Искусственное, а по сути дела насильственное включение проблем палеоботаники в несколько неродственных секций (в страхе перед мнимой угрозой «разботаничивания») ведет к организационным и психологическим трудностям и не содействует успешной работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аплонов С. В. Гипотетический раннемезозойский палеоокеан на севере Западно-Сибирской низменности // Океанология. 1986. Т. 26. С. 486—492.

Вахрамеев В. А. Миграции древних голосеменных в юрское и меловое время и причины этого явления // Вопр. палеофлористики и стратиграфии. 1 Криштофовические чтения. Л., 1989. С. 31—40.

Гипотетический палеоокеан в Западной Сибири // Природа. 1986. № 3. С. 117—118.

Могучева Н. К. Новые триасовые растения Средней Сибири // Новые виды древних беспозвоночных и растений нефтегазоносных провинций Сибири. Новосибирск, 1984. С. 50—55.

Савостин А. А., Натапов Л. М., Ставский А. П. Мезозойская палеогеодинамика и палеогеография Арктического региона // Тр. 27 Междунар. геол. конгр. М., 1984. Т. 3. С. 172—187.

Сенкевич М. А. Новые находки флоры верхнего ордовика Казахстана // Изв. АН КазССР. Сер. геол. 1963. № 5. С. 67—81.

Снигиревская Н. С. Корневище матониевого папоротника из юры Западной Сибири // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 6. С. 858—862.

Снигиревская Н. С. Поздний девон — время появления лесов как природного явления // Становление и эволюция континентальных биот. Тр. 31 Сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1988. С. 115—124.

Снигиревская Н. С. Еще раз о статусе рода *Pleuromeia* Corda // Вопр. палеофлористики и стратиграфии. 1 Криштофовические чтения. Л., 1989. С. 74—88.

Снигиревская Н. С. Проблема достоверности данных о ранней эволюции наземных растений и значение анатомического метода для реконструкции древних растений // Тез. докл. 39 Сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. 1993. С. 75—76.

Снигиревская Н. С., Попов Л. Е., Здебска Д. Новые находки остатков древнейших высших растений в среднем ордовике Южного Казахстана //Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 1—9.

Aplonov S. V. An aborted Triassic ocean in West Siberia // Tectonics. 1988. Vol. 7. N 6. P. 1103—1122.

Dobruskina I. A. Triassic Conifers as the basis for stratigraphical correlation // Geobios. 1984. N 17. Fasc. 6. P. 861—863.

Sahni B. On Asterochlaenopsis, a new genus of Zygopterid tree-ferns from Western Siberia // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1930. Vol. 218. P. 447—471.

Schmalhausen J. Ueber Devonische Pflanzen aus dem Donetz Becken // Mém. Comité Géol. 1894. Vol. 8. N 3. P. 1—36.

Smith A. G., Hurley A. M., Briden J. H. Phanerozoic palaeocontinental world maps. Cambridge, 1981. 102 p.

Snigirevskaya N. S. A lesson from Paris // IOP Newsletter. 1993. N 48. P. 3—4.

Tidwell W. D., Skog J. F. The new fossil matoniaceous stem genera from Tasmania, Australia // Rev. Palaeobot. Palynol. 1992. Vol. 70. P. 263—277.

Wing S. L., Wolfe J. A. Angiosperm diversity and the Eocene thermal maximum // Abstr. XV Int. Bot. congr. Iokohama, 1993. P. 25.

Н. С. Снигиревская

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 VII 1994

CONTENTS

(Botanical Journal. 1995. Vol. 80 N 1)

СОДЕРЖАНИЕ

(Ботанический журнал. 1995. Т. 80. № 1)

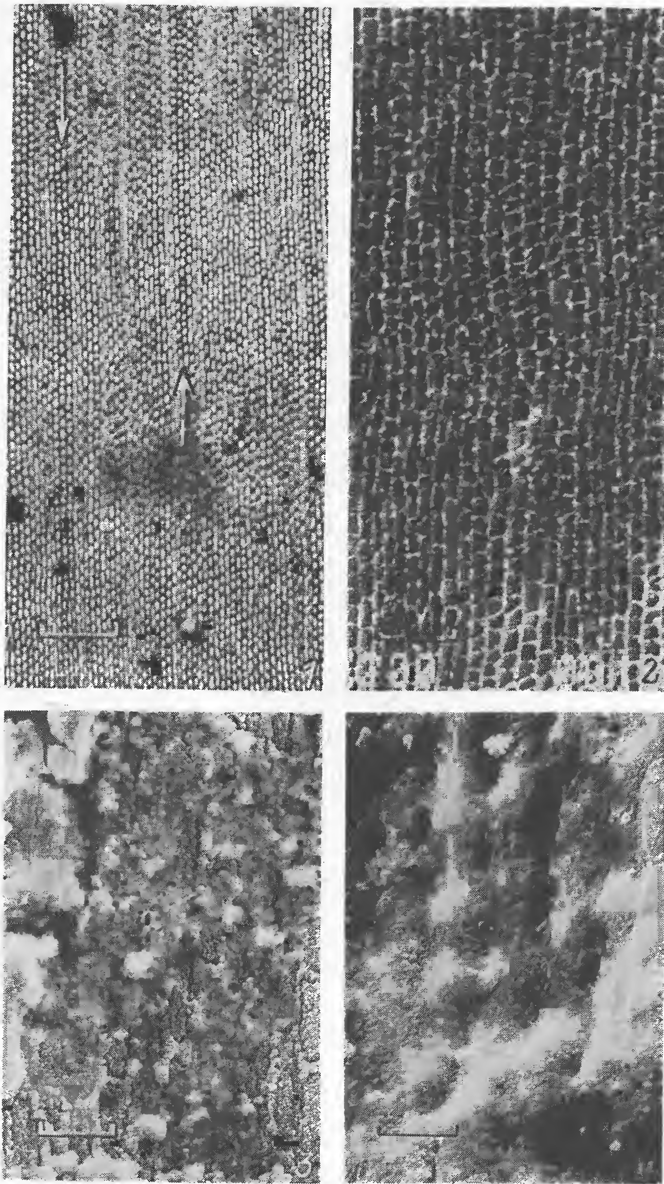


Plate I. The blade fossil of *Zostera kiewiensis.*

1 — epidermal cells (LM); arrows indicate the elongate rows (or strips) of cells correlated with veins; *2* — view of epidermis (inner side) (SEM); *3* — inner surface of epidermis (SEM); *4* — external epidermal depressions (SEM). *a* — anticlinal wall. Scale bar: *1* — 100; *2* — 50; *3, 4* — 10 μm.

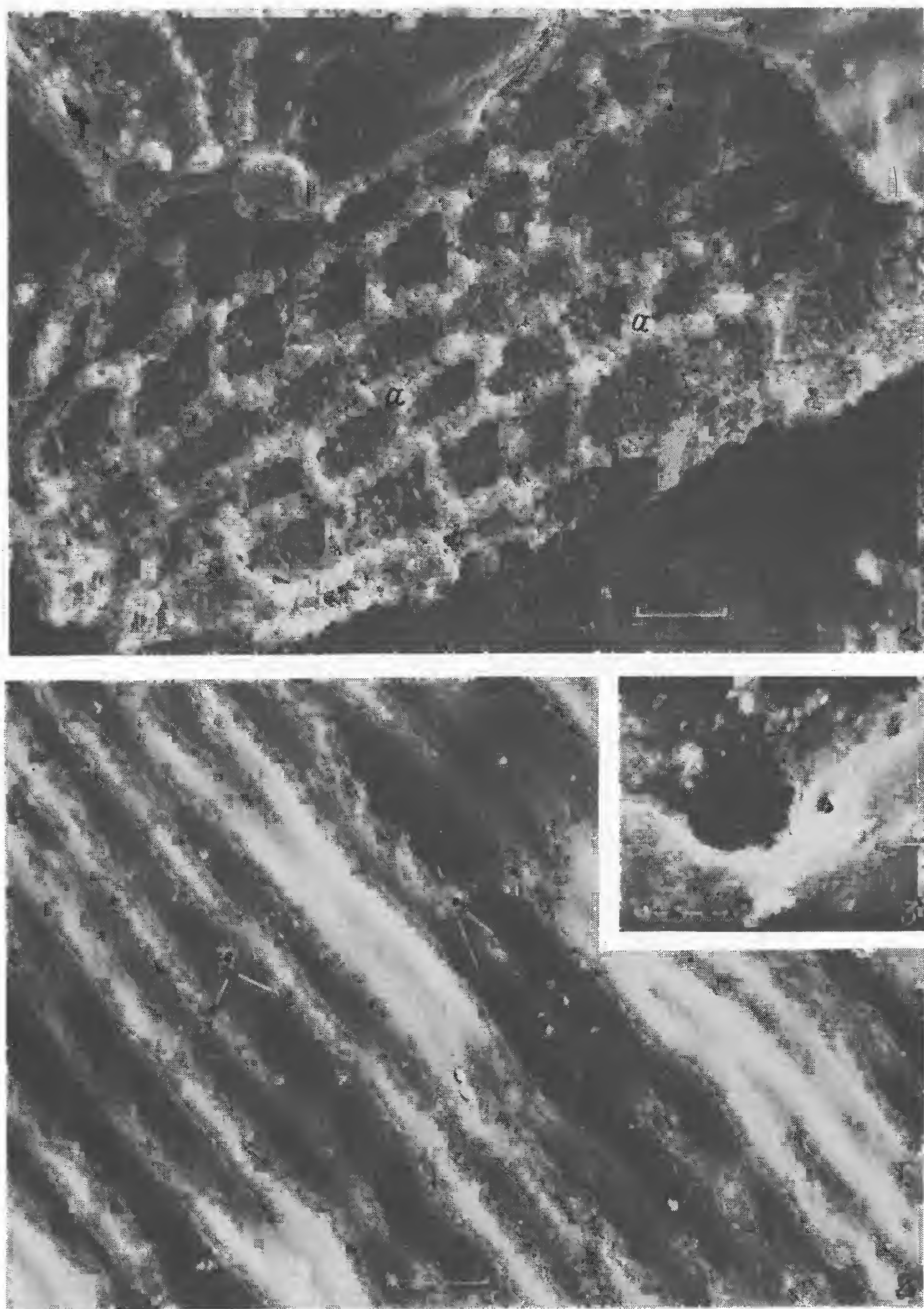


Plate II. External and internal surfaces of the epidermis of *Zostera kjewiensis*.

1 — epidermal cells (inner surface view, SEM) with visible granular structure of the cell wall; *2* — outer surface of epidermis showing pores: note the complete absence of stomata (SEM); *3* — the single pore (outer surface view) (SEM). *a* — anticlinal wall, *p* — pore. Scale bar: *1*, *2* — 10; *3* — 1 μm.

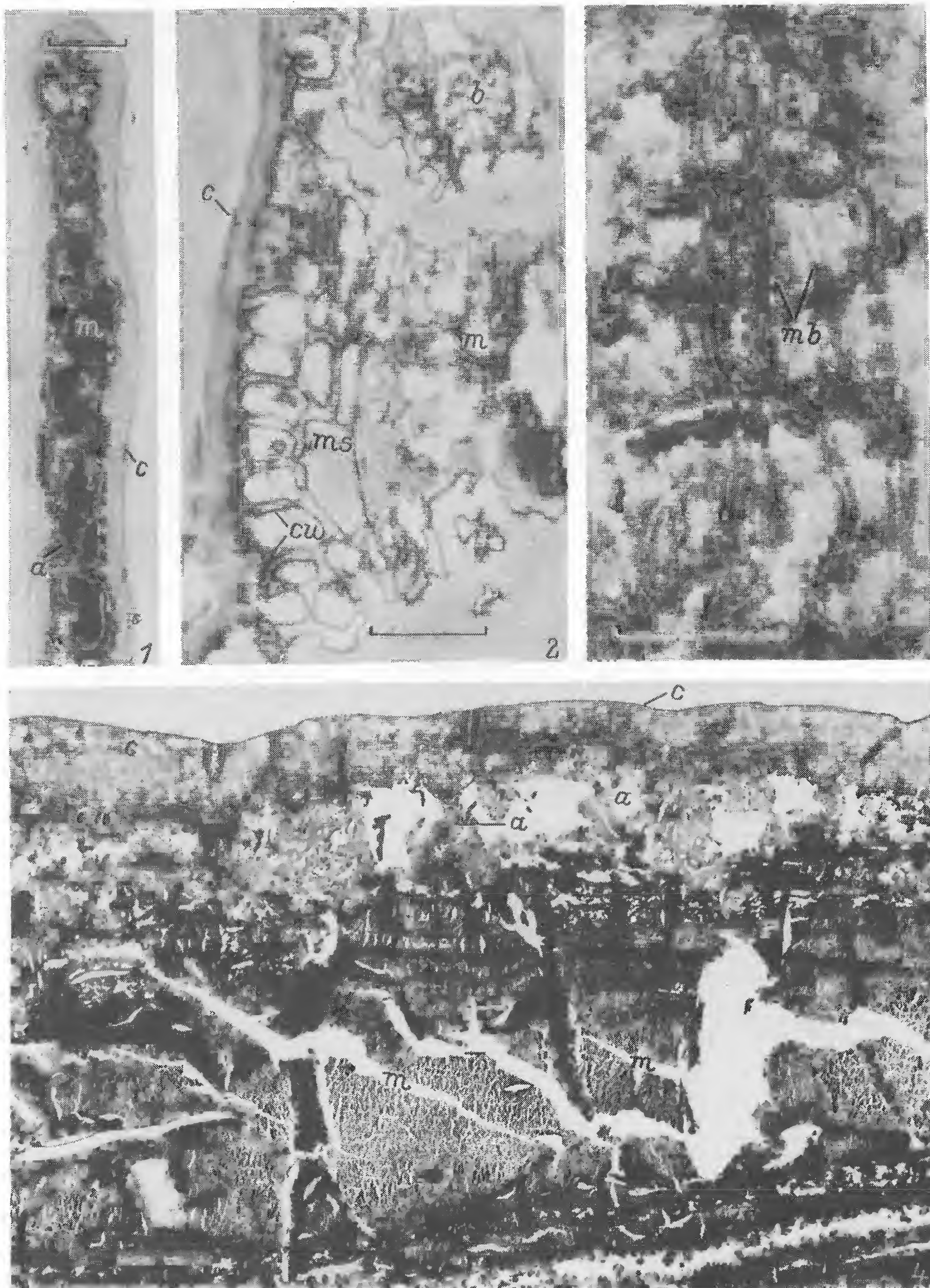


Plate III. Transverse section of the leaf of *Zostera kiewiensis*.

1 — structural pattern of epidermis with anticlinal flanges and inner «matrix» (LM, immersion); *2* — cross section of the fossil leaf, with preserved epidermal cells and adjacent mesophyll with probable bundle (LM, phase contrast); *3* — section, showing principal inner structures: epidermal cells and «matrix» (TEM); *4* — the ultrastructures referable to membrane layers, preserved within «matrix» (TEM). *b* — bundle, *c* — cuticle, *cw* — cell wall, *m* — «matrix», *mb* — membrane, *ms* — mesophyll; other abbreviations: see to pl. III. Scale bar: *1*—*3* — 10; *4* — 0.5 µm.

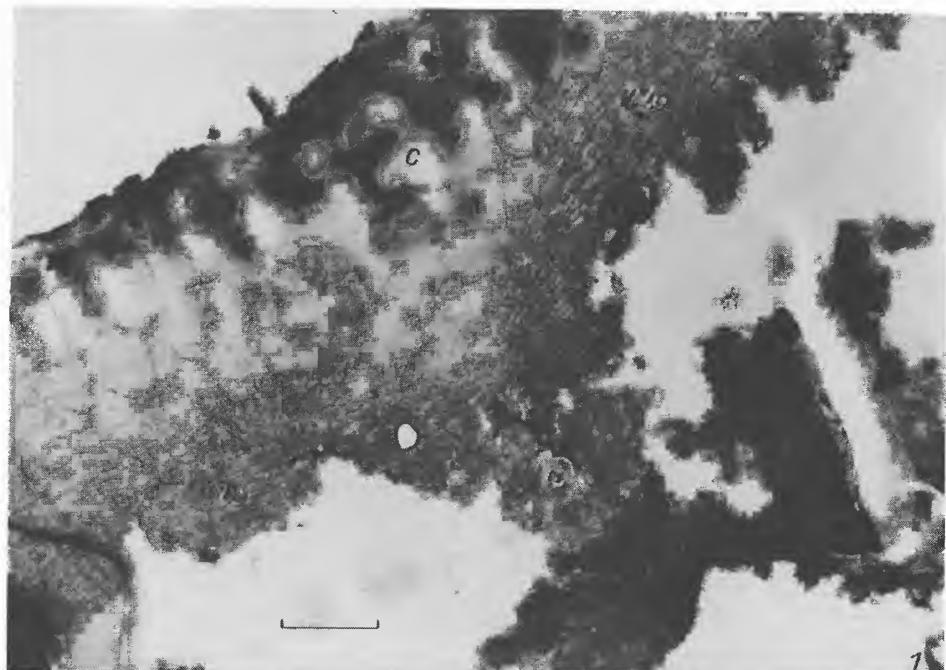


Plate IV. The outer cell wall and cuticle of *Zostera kiewiensis.*

1 — section of epidermal cell showing the cuticle, cell wall and conspicuous anticlinal flange (central uplift) (TEM); *2* — reticulate cuticle structure (TEM). *rt* — reticulate structures (dendrites); other abbreviations: see to pl. III. Scale bar: *1*, *2* — 1 μm.

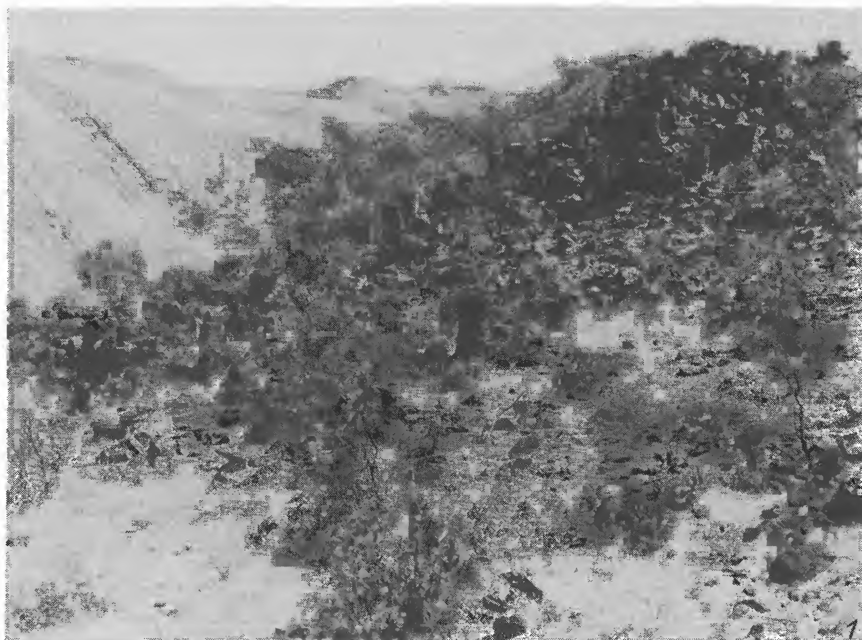
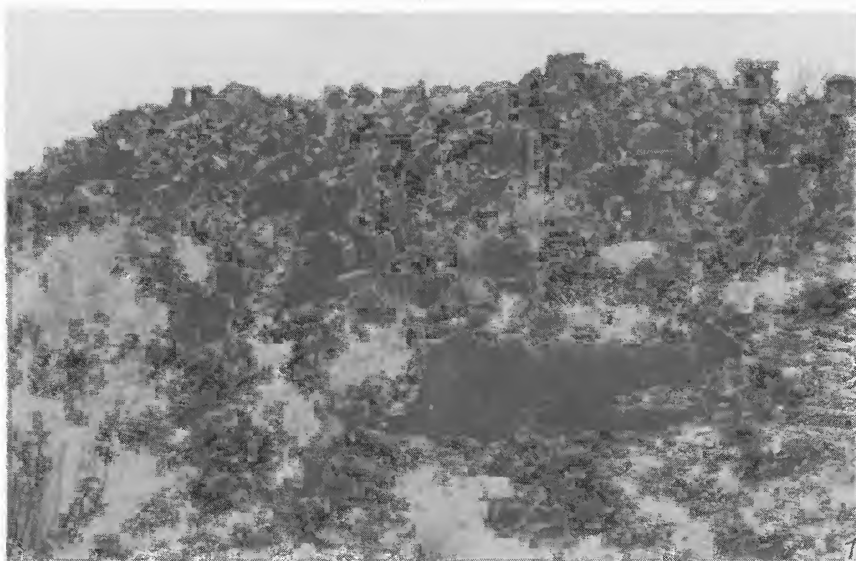
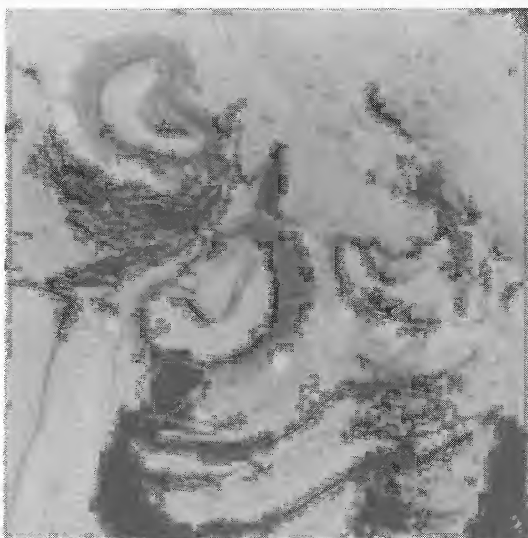




Таблица I.

1 — ископаемый лес, участок *3*, вид с юга; *2* — ожелезненные конкреционные трубы.





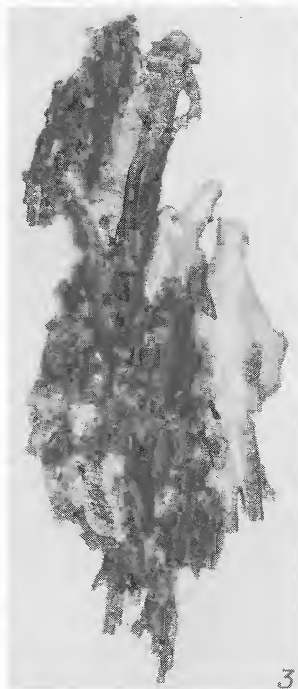
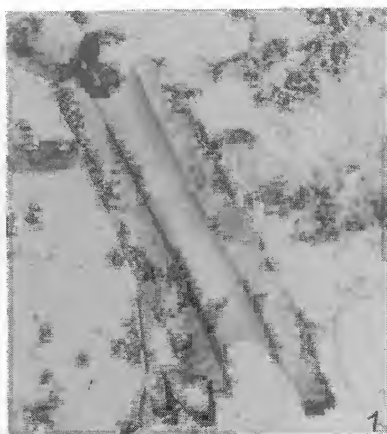


Таблица II.

1 — ископаемый лес, участок *3*, вид с запада, справа внизу в основании трубчатых конкреций видна базальная плита; *2* — конкреции с бобовидным сечением внутреннего канала и с наружными гребнями, соответствующими косой слойчатости осадков между стволами; *3* — ожелезненные чехловидные конкреции, образованные вокруг корней растений, участок леса *9*.



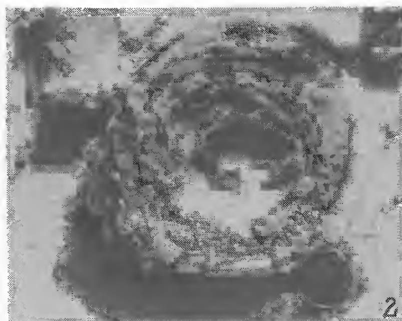


Таблица III.

1 — расколотая вдоль трубчатая конкреция; *2* — сложные конкреции из нескольких вложенных друг в друга труб, участок леса *2*; *3* — вертикальные ожелезненные конкреции, участок леса *3*.

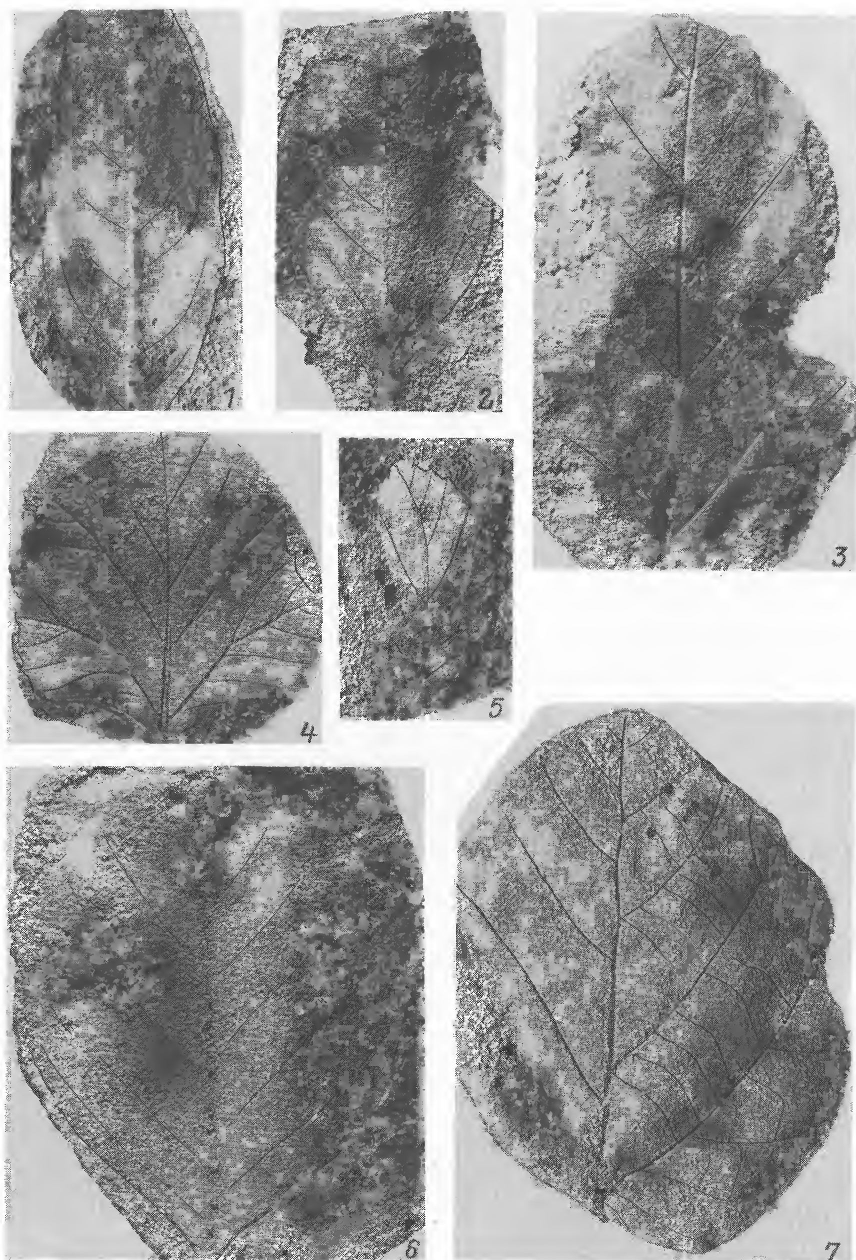


Таблица IV. Отпечатки листьев из верхней части базальной плиты, собранные близ участка леса *3*.

1 — «*Laurophyllum*» sp.; *2* — «*Diospyros*» sp.; *3, 7* — «*Credneria*» sp.; *4* — *Platanus pseudoguillelmae*; *5* — «*Viburnum*» sp.; *6* — *Myrsinophyllum* (?) sp. cf. *M. velenovskyi* Shilin.

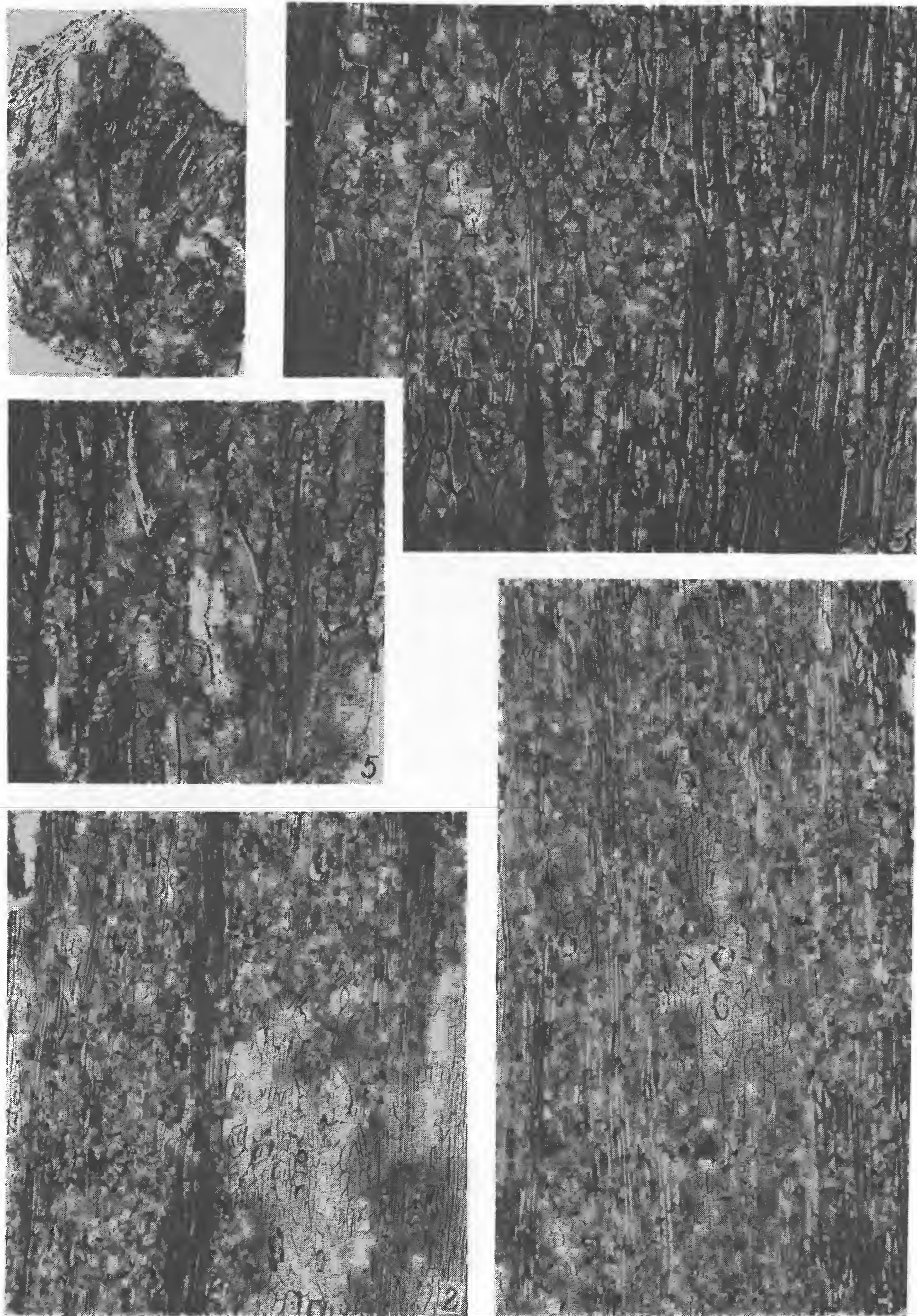


Таблица I.

1—5 — Phoenicopsis angrenica: *1* — неполный пучок листьев, нат. вел., обр. 821/1 (голотип); *2, 3* — участок нижней эпидермы, ×63 (*2*) и ×160 (*3*); *4* — участок верхней эпидермы, ×63; *5* — устьичный комплекс, ×400. Все препараты с голотипа, обр. 821/1.

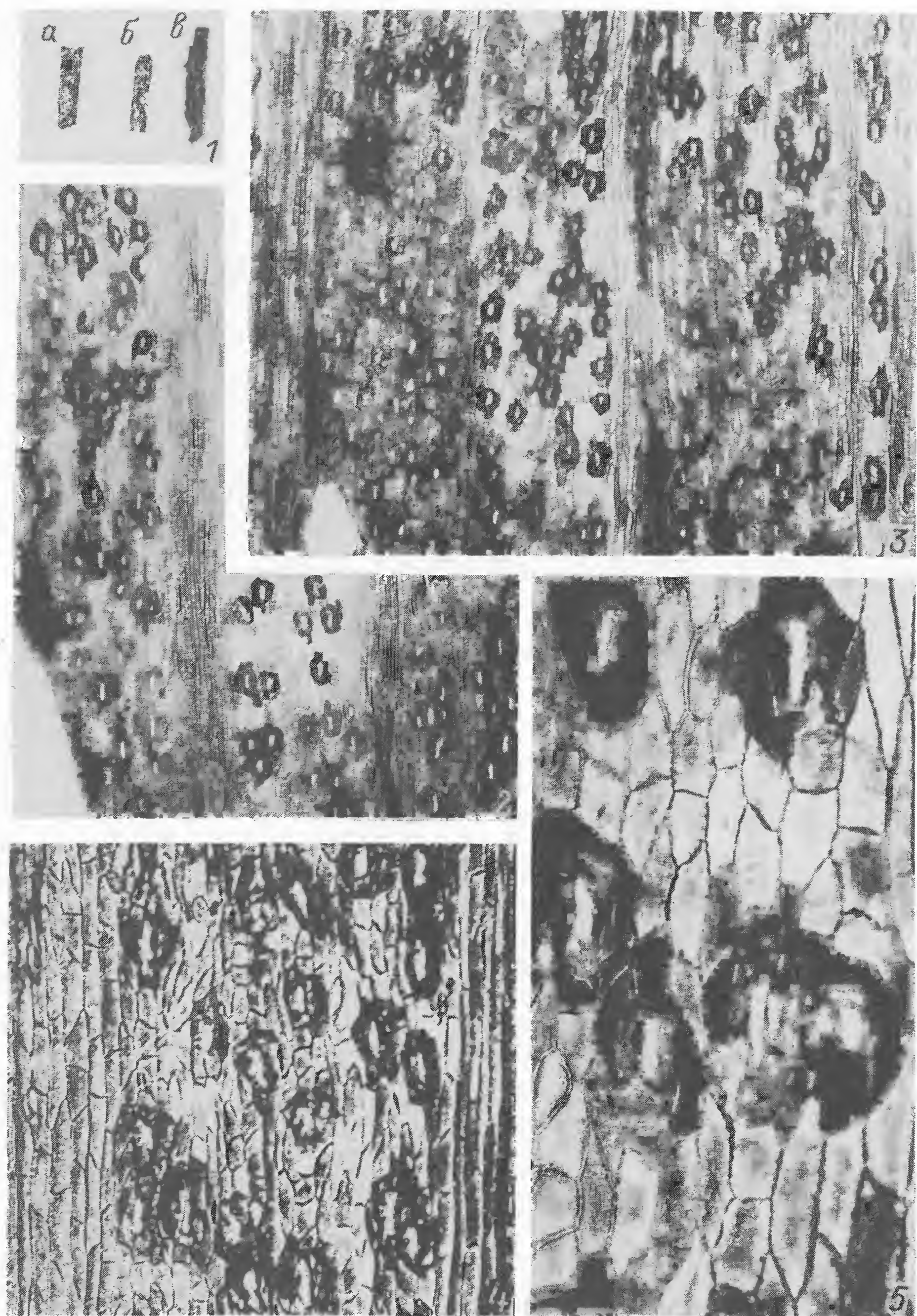


Таблица II.

1—5 — Phoenicopsis densistomatica: *1*, *а—в* — неполные листья, нат. вел., обр. 821/4 (*а* — голотип); *2* — участок верхней эпидермы, ×63; *3*, *4* — участки нижней эпидермы, ×63 (*3*) и ×160 (*4*); *5* — устьичные комплексы, ×400. Все препараты с голотипа, обр. 821/4.

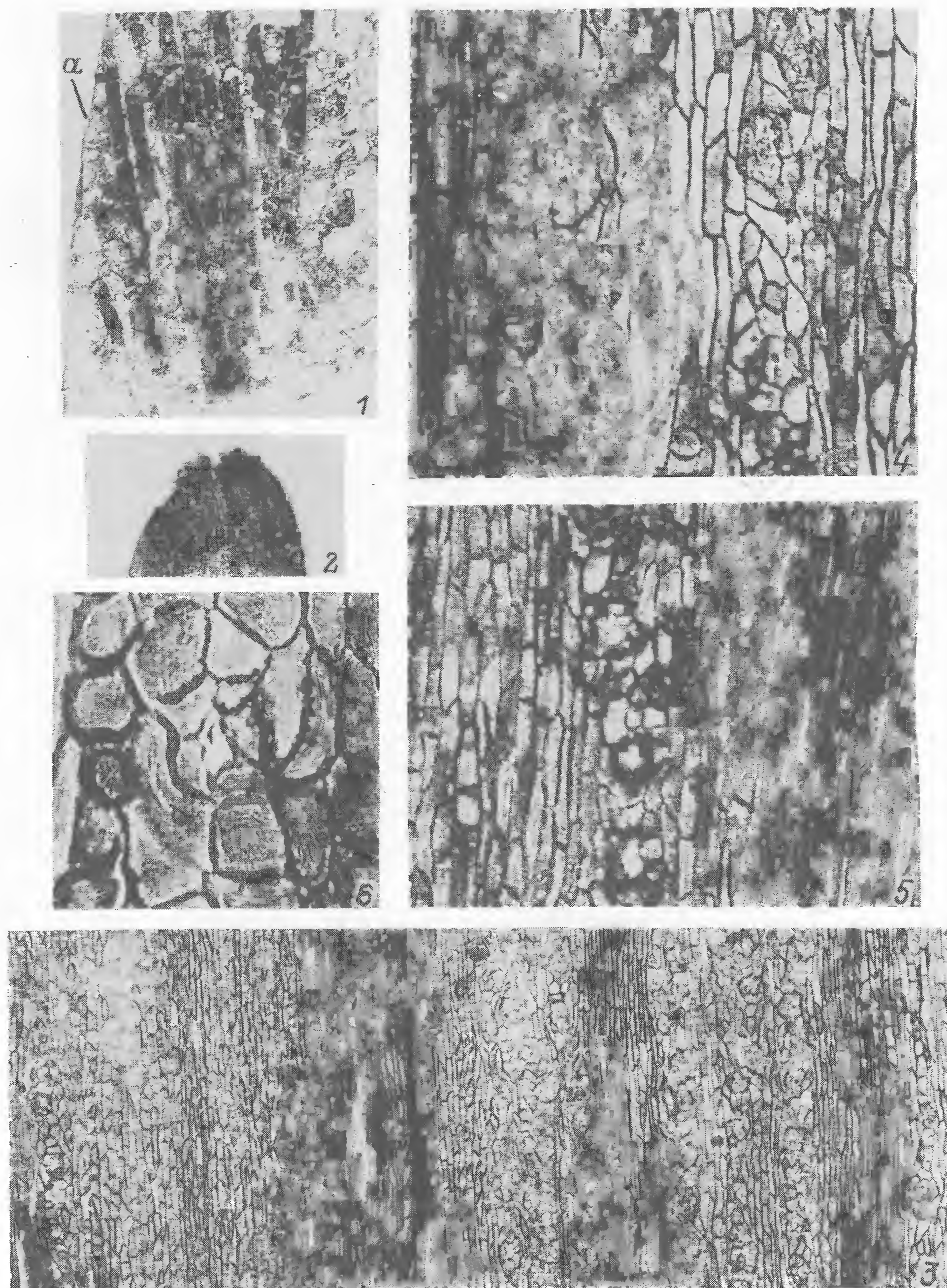


Таблица III.

1—6 — *Phoenicopsis gomolitzkyi*: *1* — неполные листья, нат. вел., обр. 821/2 (*а* — голотип); *2* — зубчатая верхушка листа, ×15, обр. 821/2; *3* — неполная развернутая кутикулярная пленка, соответствующая верхней (слева) и нижней (справа) эпидермам, ×63; *4* — участок нижней эпидермы, ×160; *5* — участок верхней эпидермы, ×160; *6* — устьичный комплекс, ×400. *3—5* — с голотипа, обр. 821/2; 6 — с обр. 821/3.

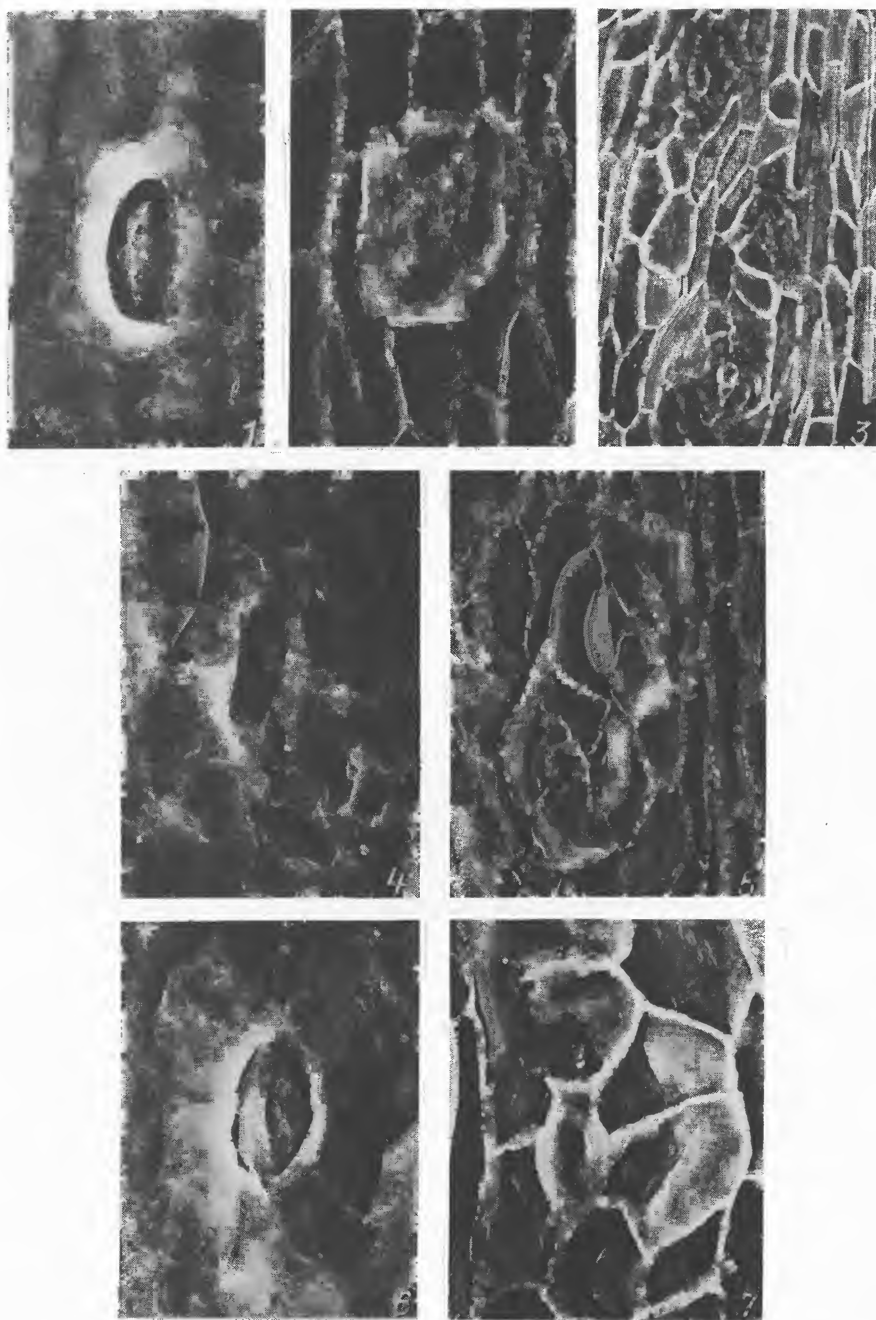
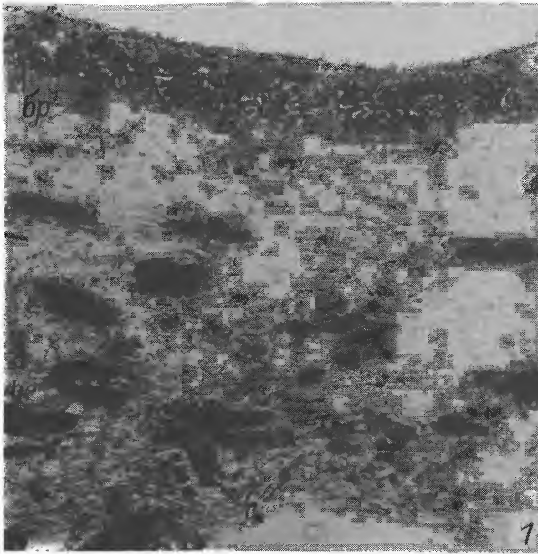
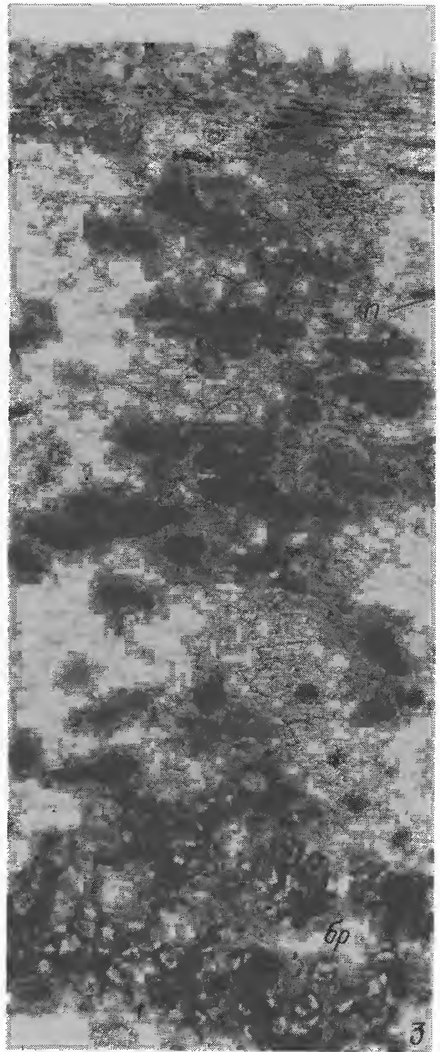


Таблица IV.

1—3 — *Phoenicopsis gomolitzkyi*: *1* — устьичный комплекс, СЭМ, снаружи, ×1000; *2* — то же, изнутри, ×500; *3* — участок устьичной полосы, изнутри, ×200; все препараты с голотипа, обр. 821/2. *4, 5* — *P. angrenica*: *4* — устьичный комплекс, СЭМ, снаружи, ×750; *5* — то же, изнутри, ×360; все препараты с голотипа, обр. 821/1. *6, 7* — *P. densistomatica*: *6* — устьичный комплекс, СЭМ, снаружи, ×750; *7* — то же, изнутри, ×750; все препараты с голотипа, обр. 821/4.





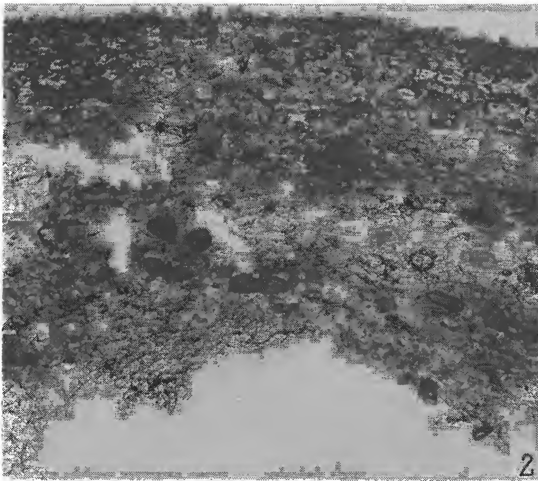


Таблица I. Строение стенки сикония у мексиканских видов рода *Ficus* на поперечном срезе.

1 — *F. padifolia* subsp. *padifolia*; *2* — *F. citrifolia*; *3* — *F. obtusifolia* (наружная часть стенки). *1, 3* — окраска генциан-виолетом; *2* — препарат не окрашен. *бр* — брахисклереиды, *д* — друзы, *п* — пигмент в полости клеток. Масштабная линейка — 0.1 мм.

К с. 48

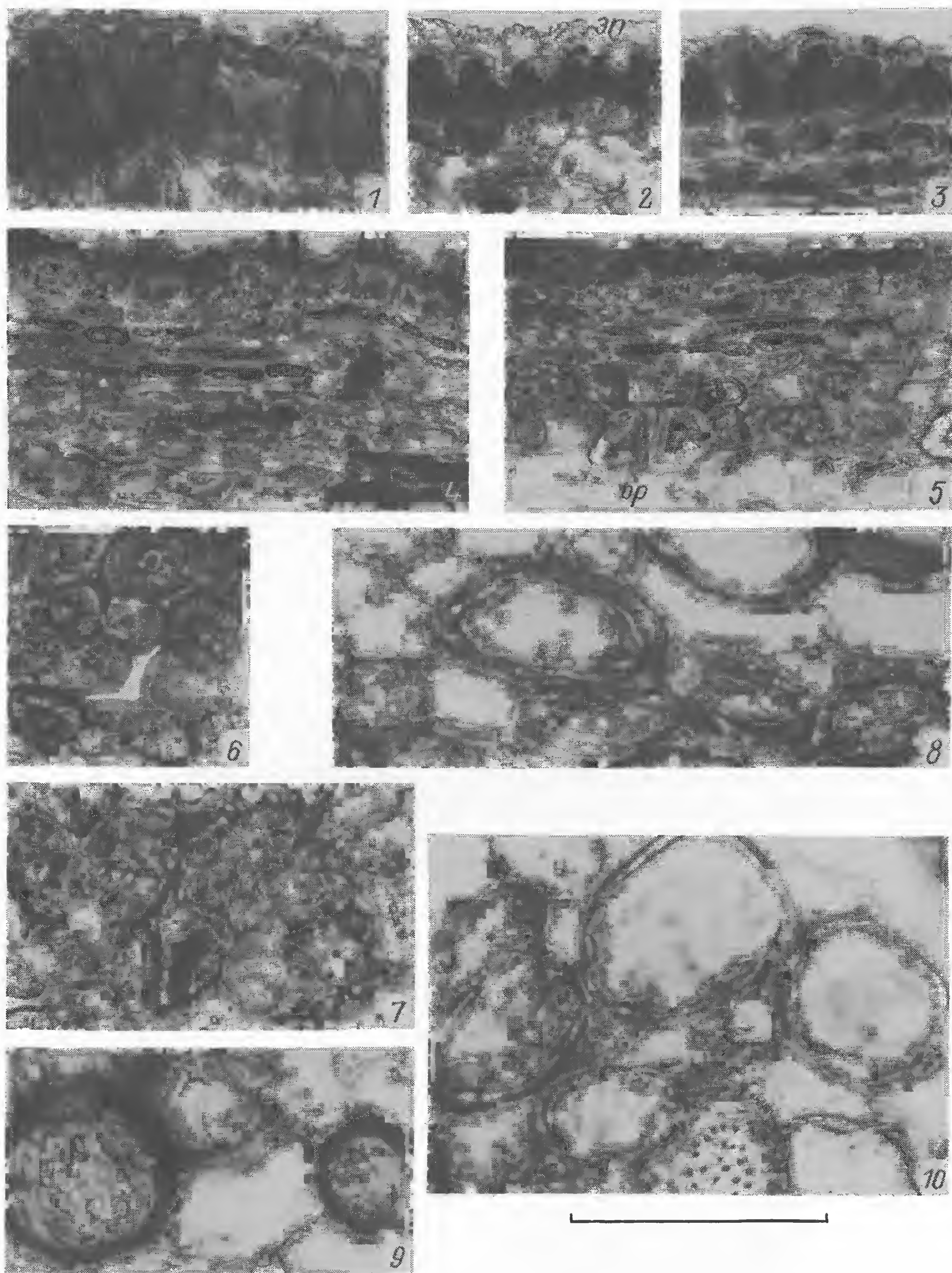


Таблица II. Фрагменты поперечных срезов стенки сикония у представителей рода *Ficus*.

1—3 — наружная эпидерма сикония у *F. lapathifolia* (*1*), *F. maxima* (*2*), *F. citrifolia* (*3*); *4, 5* — наружные слои стенки сикония у *F. obtusifolia* (*4*) и *F. citrifolia* (*5*); *6, 7* — брахисклереиды у *F. insipida* subsp. *radulina* (*6*) и *F. obtusifolia* (*7*); *8—10* — одревесневшие паренхимные клетки у *F. microchlamys* (*8*), *F. maxima* (*9*) и *F. lentiginosa* (*10*). *бр* — брахисклереиды, *кол* — колленхима, *эп* — наружная эпидерма. Масштабная линейка: *1—3* — 0.05; *4—10* — 0.1 мм.

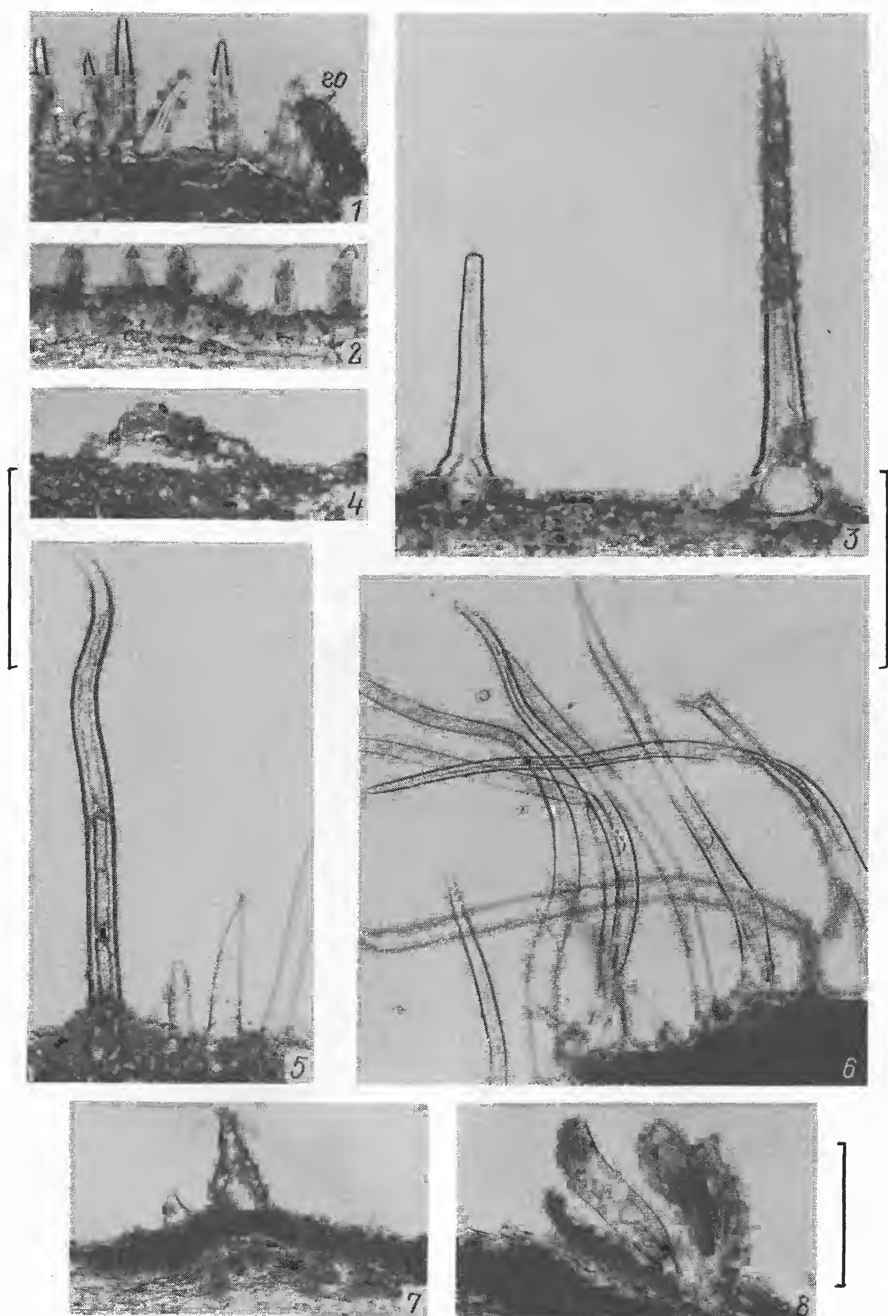


Таблица III. Волоски на наружной (*1—6*) и внутренней (*7, 8*) поверхностях сикония у представителей рода *Ficus*.

1 — *F. goldmannii* subsp. *goldmannii*; *2* — *F. obtusifolia*; *3* — *F. maxima*; *4, 8* — *F. padifolia* subsp. *padifolia*; *5, 6* — *F. albotomentosa*; *7* — *F. yoponensis*. *го* — головчатый волосок. Масштабная линейка: *1, 2, 4, 5, 7, 8* — 0.1; *3, 6* — 0.2 мм.

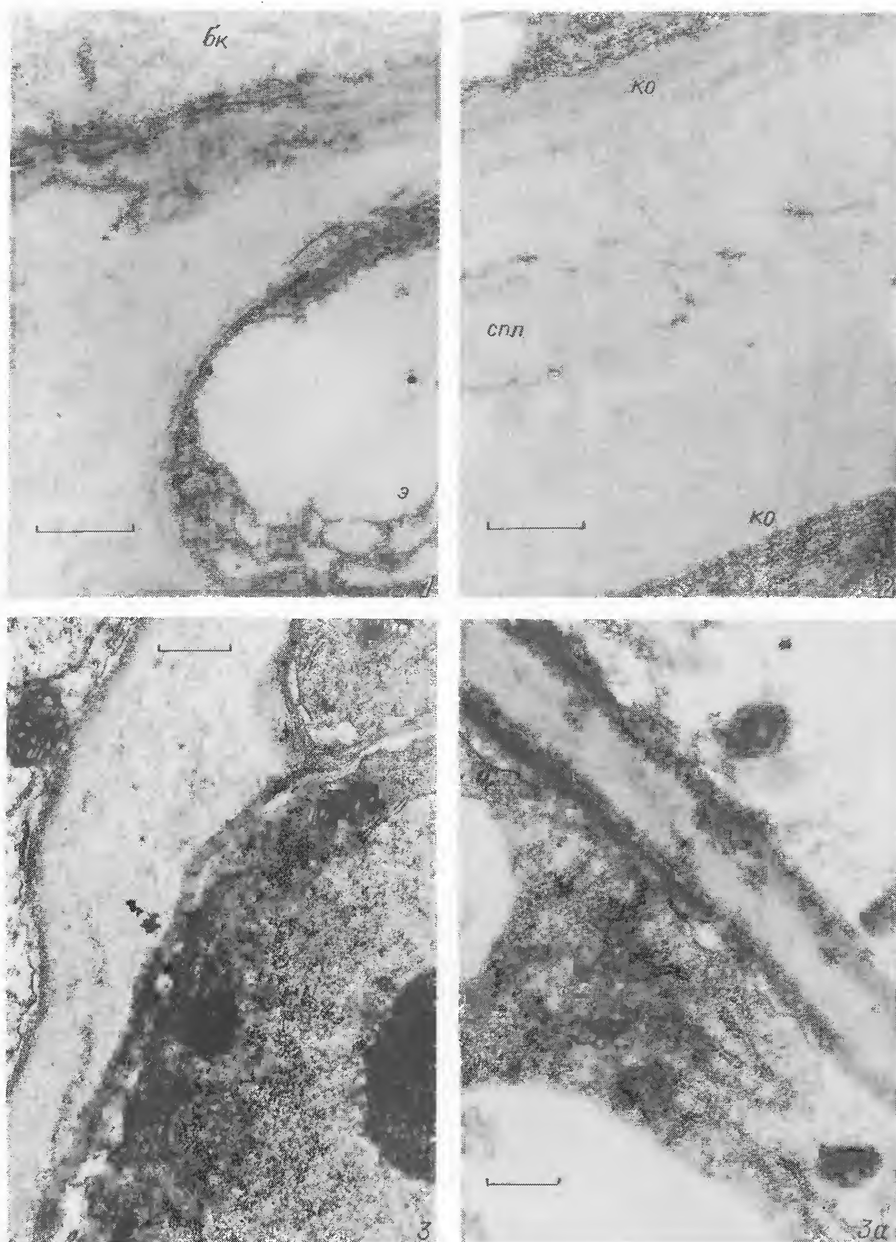


Таблица.

1 — разрыв в эндодермальном кармашке на уровне выхода бокового корня на поверхность; *2* — разрушение срединной пластинки между клеточными оболочками эндодермального кармашка и первичной коры на уровне выхода бокового корня на поверхность; *3* — фрагмент бокового корня и эндодермального кармашка после обработки пектиназой; *3а* — фрагмент клеточных оболочек после обработки дистиллированной водой (контроль к пектиназе). *бк* — боковой корень, *ко* — клеточная оболочка, *спл* — срединная пластинка, *э* — эндодерма. Масштабная линейка: *1*, *3*, *3а* — 2; *2* — 0.5 мкм.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1995. Т. 80. № 1. 1—144.

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**

Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *Е. В. Траскевич*
Корректоры *М. В. Орлова, Г. А. Самаковская* и *С. И. Семиглазова*

Изготовление оригинал-макета КИЦ «Наука»
Компьютерная верстка *С. В. Павловой*
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12
Тел. (812) 213-35-59

ЛР № 020297 от 27.11.91 г.
Сдано в набор 09.11.94. Подписано к печати 13.02.95. Формат $70 \times 100^{1}/_{16}$.
Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.0.
Уч.-изд. л. 14.30. Тираж 827. Тип. зак. 523. С. 1027.

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12